ADANSONIA, sér. 2, 6 (4) 1967.

GERMINATIONS ET PLANTULES DE QUELQUES CACTACÉES

par Mlle CHANTAL BERNARD [1]

HISTORIQUE

Les jeunes plantules, si particulières, des Cactées ont donné lieu à de nombreuses confusions. POITEAU en 1816 écrivait : « LINNÉ avait avancé que le *Cactus melocactus* était monocotylédon, moi, je me suis assuré par la germination que le *Cactus mamillaria* était acotylédon et le *Cactus triangularis* dicotylédon. »

Les premiers travaux consacrés à la morphologie des plantules remontent au XVIIIe siècle. Ce sont l'« *Horti Elthamensis* » (1732) de DILLENIUS dans lequel est décrit une germination d'*Opuntia* et le « *Seminibus et fructibus* » (1788) de GAERTNER, contenant une description de l'embryon de *Rhipsalis cassytha* et de *Cactus* [= *Opuntia* TOURN.].

DE CANDOLLE en 1828 décrit ainsi les plantules : « *embryo (in paucis observatis) nunc incurvus aut spiralis radicula subgracili, nunc rectus radicula crassa brevi obtusa. Cotyledones germinantes planae, crassae, foliaceae in Opuntia et verisimiliter aliis foliiferis, parvae, minimae in Melocacto, forsan nullae in Mamillaria et aliis aphyllis* ».

En 1830, TURPIN, dans ses observations sur les Cactées, examine les germinations des *Mamillaria*, *Melocactus*, *Echinocactus*, *Cereus*, *Epiphyllum*, *Opuntia*, *Rhipsalis* et en déduit les caractéristiques : embryon privé de périsperme, germination épigée, tigelle parfois sphéroïde, racine pivotante remplacée tôt par des racines latérales donnant des plantes à racines fasciculées.

PFEIFFER en 1837 décrit dans « *Enumeratio diagnostica Cactearum* » de nombreux genres et espèces. Il caractérise les genres étudiés selon l'aspect de leurs cotylédons.

En 1839, LEMAIRE, dans « *Cactearum genera nova, speciesque novae* », subdivise la famille d'après le mode de germination : *Phymatocotyledonae*, à cotylédons globuleux, donc très petits, correspondant à des formes contractées, globuleuses, et *Phyllariocotyledonae* à cotylédons foliacés correspondant à des formes plus élancées. Il souligne la relation existant entre la taille de la plante, celles des cotylédons et l'habitat.

1. Résumé très partiel d'un travail effectué au Laboratoire de Botanique tropicale de la Faculté des Sciences de Paris, et présenté le 9-5-1965 comme thèse de 3e Cycle. On peut consulter le mémoire original, comprenant notamment l'interprétation morphologique, à ce laboratoire, 4, cité du Cardinal-Lemoine, Paris-5e.

Source : MNHN, Paris

Puis les travaux se multiplient : citons ceux de MIQUEL, de PFEIFFER et OTTO (1846-1850); la monographie de LABOURET (1853); le travail de LUBBOCK (1870), celui d'IRMISCH (1876) sur les *Rhipsalis*, ceux de GOEBEL (1889), de GANONG (1898), de DE FRAINE (1910), d'ARCHIBALD (1939), de TROLL (1937) et de BUXBAUM (1950-56). Ce dernier étudie de nombreuses plantules; il pense que les formes à cotylédons réduits sont plus évoluées : « The reduction of the cotyledons is not a result of reduced leaf primordia, but rather of the reduction of the cotyledonary blade, nearly to its absence. »

GANONG (1898) a particulièrement bien étudié les différentes phases de la germination dans de très nombreux genres. Elles peuvent se résumer ainsi :

Par absorption d'eau, le tégument de la graine se fend, soit sur toute sa longueur comme chez les *Opuntia*, soit suivant une calotte dans la région du micropyle chez les *Echinocactus*, *Cereus*, etc. Dans ces derniers cas l'éclatement des téguments est dû au gonflement considérable des cellules épidermiques, situées à l'extrémité inférieure de l'hypocotyle, formant un anneau à partir duquel se développera la « couronne de poils ». La germination est, dans tous les cas, épigée. Dès que l'hypocotyle est totalement dégagé de la graine, il manifeste son géotropisme, se redresse, et commence immédiatement à se renfler à la base, renflement dû à l'accroissement en volume des cellules par absorption d'eau. Les cotylédons, parfois au nombre de trois, deviennent succulents. Dans certains cas, il semble qu'ils ne puissent se dégager de la graine et sont déchirés par les téguments. D'abord serrés l'un contre l'autre, ils s'écartent ensuite et viennent à angle droit avec l'hypocotyle. La germination est achevée.

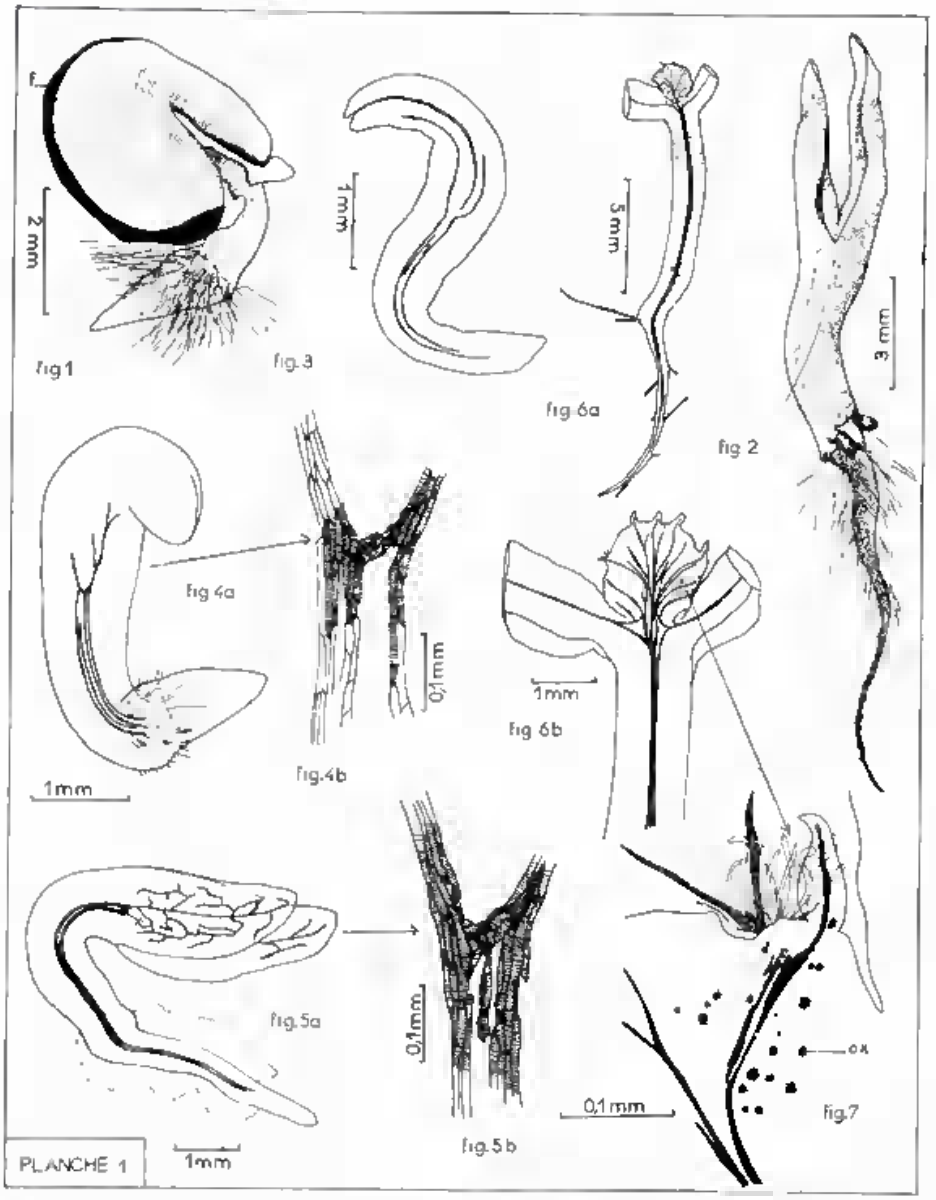
Le jeune embryon est souvent asymétrique. Nombre d'auteurs pensent que cela est dû à la forme de la graine. Dès qu'il acquiert sa succulence, il devient symétrique.

Le développement de l'épicotyle, dans les premiers temps, est identique dans toute la famille. Les cotylédons ont, cependant, un devenir variable. Chez *Pereskia*, ils tombent; chez *Opuntia*, *Phyllocactus* et certains *Cereus*, ils restent marcescents. Dans les autres genres, ils sont persistants, mais s'épaississent à la base et finalement sont noyés dans la tige, constituant « a curious case of ontogenic metamorphosis » (GANONG). Entre les cotylédons, deux feuilles apparaissent en position distique décussée; deux autres se développent à angle droit avec les deux premières, puis une cinquième, de façon à former une spirale 2/5 qui, plus tard, peut devenir une spirale 3/8 comme chez les *Opuntia* et les *Mamillaria*. Ou bien la seconde paire est à angle droit avec la première et la troisième au-dessus de la première, formant ainsi quatre rangées, point de départ des quatre « côtes », communes dans toutes les formes à côtes.

Les racines de ces plantules sont très simples, minces, nettement distinctes de l'hypocotyle. Elles deviennent rarement succulentes, excepté chez quelques *Cereus*.

Enfin la taille des plantules varie beaucoup selon les genres. « The seeds in the *Cactaceae* have phylogenetically grown progressively smaller,

Source : MNHN, Paris

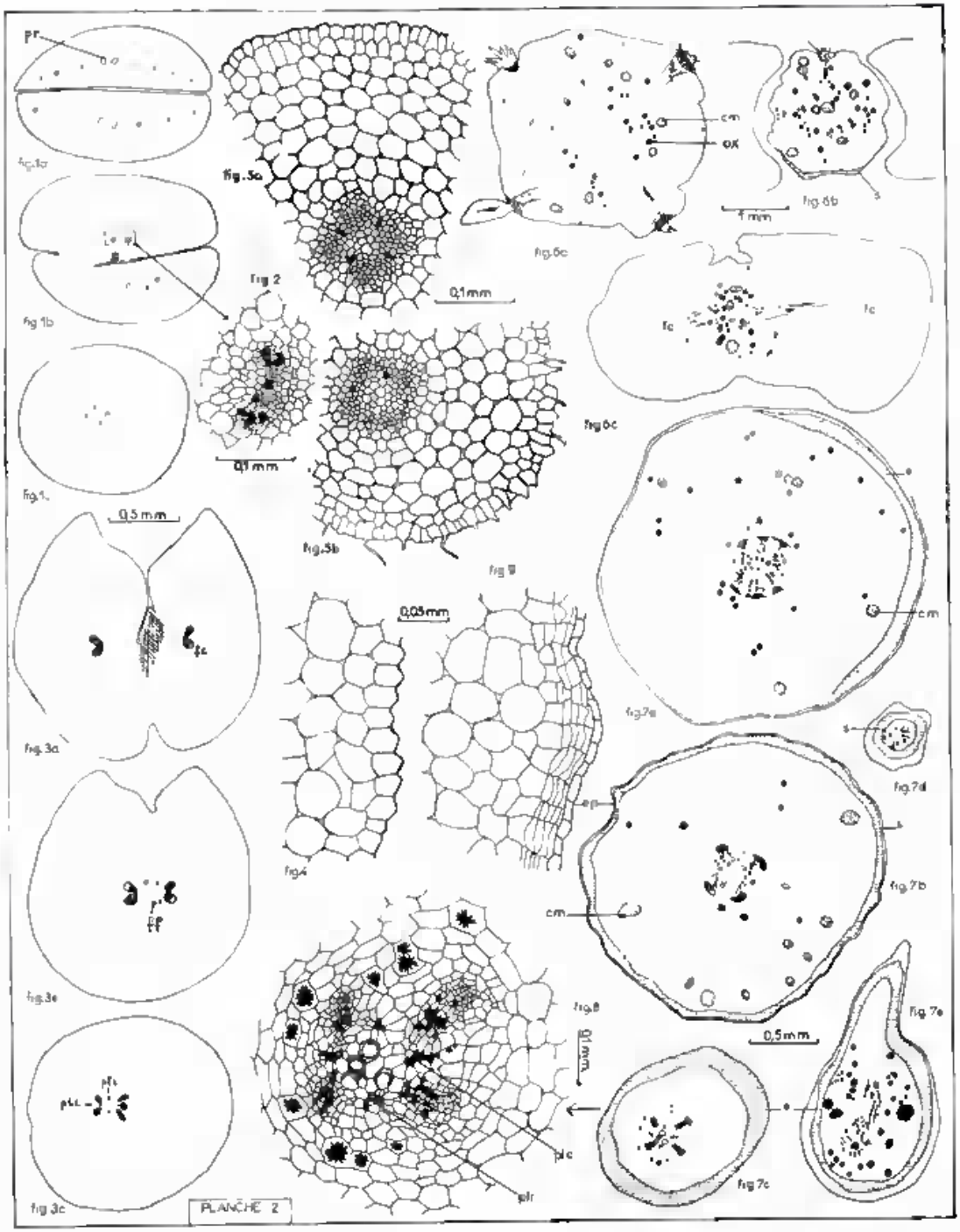


Pl. 1. — *Opuntia microdasys* Pfeiff. : **1**, graine (f = funicule lignifié); **2**, plantule; **3**, différenciation des cordons cotylédonaires et apparition des faisceaux inter-cotylédonaires; **4**, a-différenciation plus poussée, **b**-détail du chiasma; **5**, **a**-vascularisation definitive, **b**-détail du chiasma; **6**, **a**-raquelle développée, **b**-détail; **7**, vascularisation d'une feuille et de son aréole.

just as the adult plant have done, taking the embryo with them... It is the probably trace that the size of the embryo is reduced not directly by the dryness but that it accompanies the reduced size of the adults and seeds. » (Ganong).

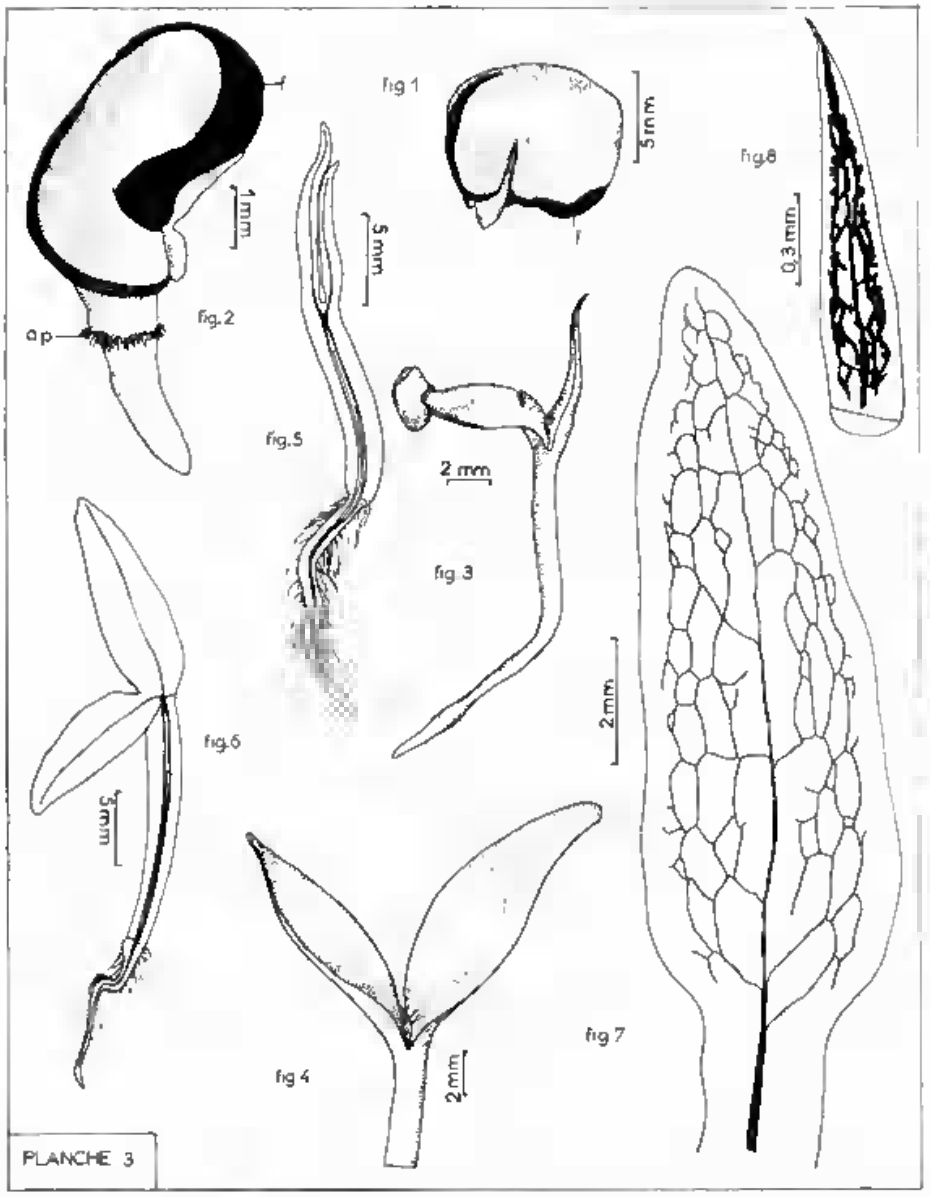
Les travaux sur l'anatomie des plantules des Cactacées sont plus rares. Ganong (1898) fit des coupes transversales dans l'hypocotyle de différents genres. Weisse (1904) et Leinfellner (1937-38) se limitèrent à des coupes longitudinales dans quelques genres. Cependant dès 1848, Hanstein avait montré que la plantule d'*Echinocactus* était parcourue,

Source : MNHN, Paris



Pl. 2. — *Opuntia microdasys* Pfeiff. : **1**, **a** et **b**-cotylédons; **2**, détail (*stade embryonnaire*); **3**, **a**-base des cotylédons, **b**-région moyenne des cotylédons (ff = faisceaux foliaires), **c**-hypocotyle; **4**, détail de l'épiderme *(stade à cotylédons épanouis)*; **5**, **a**-hypocotyle, **b**-racine *(stade ou la racine sort)*; **6**, **a** et **b**- raquette (cm = cellules à mucilage, ox = oxalate de chaux), **c**-niveau des cotylédons *(stade à raquette développée)*; **7**, **a**-haut de l'hypocotyle, **b**-milieu de l'hypocotyle (s = suber), **c**-base de l'hypocotyle, **d**-racine, **e**-départ d'une racine secondaire; **8**, détail de 7 c (pli = pôle intercotylédonaire, plc = pôle cotylédonaire).

Source : MNHN, Paris



Pl. 3. — *Opuntia robusta* Wendl. : **1**, graine (cas de polyembryonie à 2 racines); **2**, stade ultérieur (ap = anneau pilifère, *f* = funicule) = **3**, plantule; **4**, apparition de la raquette entre les cotylédons; **5**, et **6**, développement des cordons intercotylédonaires et cotylédonaires; **7**, détail de la nervation d'un cotylédon; **8**, feuille d'*Opuntia* sp. (nervation réticulée de trachéides).

depuis les cotylédons, par deux cordons vasculaires, confluant en un seul dans la racine.

Galgano (1930) étudia la plantule d'*Opuntia vulgaris* en accord avec les lois de Chauveaud. Gravis (1943) étudia celle d'*Opuntia ficus-indica*, illustrant sa théorie des triades, décrivant une structure « cauloradicoïde » dans le haut de l'hypocotyle, et seulement « radicoïde » dans le bas.

Le travail le plus important est celui de De Fraine (1910) qui étudia les plantules des *Pereskia*, *Nopalea*, *Opuntia*, *Cereus*, *Echinocactus*, *Mamil-*

Source : MNHN, Paris

laria et quelques autres genres, faisant intervenir les phénomènes de rotation et de torsion des faisceaux hypocotylaires.

Ganong est le premier qui se soit intéressé à des expériences de morphogenèse sur ces plantules. L'ablation de l'épicotyle chez *Opuntia bernadina* et chez quelques autres espèces, provoque le développement des bourgeons cotylédonaires. La suppression de l'épicotyle et des bourgeons cotylédonaires entraîne une croissance anormale de l'hypocotyle, sans toutefois empêcher le flétrissement des cotylédons. Cet auteur signale un cas anormal chez *Opuntia*, où un seul cotylédon est présent : son extrémité est bifurquée et la fourche porte un bourgeon qui donnera naissance à des poils et à des épines normales, persistant après le développement de l'épicotyle.

Des expériences semblables ont été faites par Irmisch (1876) sur *Rhipsalis cassytha*, et par Leinfellner (1937) sur des *Cereus*. Troll (1937) expérimenta sur *Pereskia aculeata* adulte et obtint le développement des aréoles ou bourgeons axillaires en pousses feuillées, en sectionnant le rameau. Plus récemment, Nozeran et Neville (1959) aboutirent à des conclusions semblables.

*
* *

1. **OPUNTIA** Tourn.

Espèces étudiées : **O. microdasys** Pfeiff. (Pl. 1 et 2) et **O. robusta** Wendl. (Pl. 3 et 4).

MORPHOLOGIE

a) La graine. — Les graines sont volumineuses (3,5 mm chez *O. microdasys*, 7,5 mm chez *O. robusta*), aplaties, recouvertes d'un arille brunâtre très dur. Le funicule développé et lignifié forme un anneau irrégulier autour de la graine. Le tégument externe adhère fortement à l'arille; le tégument interne est mince (Pl. **1**, 1).

L'embryon est courbe et aplati; l'hypocotyle est bien développé; les cotylédons sont enroulés sur eux-mêmes; entre les cotylédons et l'hypocotyle, se trouve un périsperme important, recouvrant en partie l'embryon.

b) La plantule au cours de son développement. — Quelques semaines (une à trois) après le semis, le tégument externe se fend dans la région du hile et la radicule apparaît. Sur sa partie supérieure renflée, se développent les poils absorbants qui forment un manchon. L'hypocotyle peut atteindre 0,5 à 1 cm de haut chez *O. microdasys*, 1 à 1,5 cm chez *O. robusta*. Entre les deux cotylédons inégaux, étalés à l'horizontale, la raquette charnue, globuleuse chez *O. microdasys*, plane chez *O. robusta* se développe. Les aréoles sont réduites à quelques soies et les feuilles, très petites, se dessèchent rapidement.

La racine principale se développe beaucoup, se subérise rapidement

Source : MNHN, Paris

et des lambeaux de parenchyme cortical s'en détachent, formant une sorte de voile. La coiffe est bien développée.

Les cas de polyembryonie sont fréquents chez *O. robusta*. En général, un seul embryon se développe, l'autre avorte au cours de la germination.

ANATOMIE ET TRACHÉOGÉNÈSE

a) Dans l'embryon, le procambium des cordons cotylédonaires et intercotylédonaires est déjà individualisé. Dans les cotylédons, le procambium des nervures primaires et secondaires est très discernable.

b) La radicule apparaît; l'assise pilifère se développe. La vascularisation s'ébauche, en général, au même instant. Quatre points de lignification apparaissent vers le milieu de l'hypocotyle, formant :

— deux cordons cotylédonaires parcourant l'hypocotyle jusqu'à la zone pilifère,

— deux cordons intercotylédonaires se prolongeant jusqu'à la zone pilifère. La différenciation n'est pas identique au même instant dans les deux cotylédons. Ces cordons vasculaires sont constitués de trachéides annelées, courtes, disposées sur plusieurs rangées.

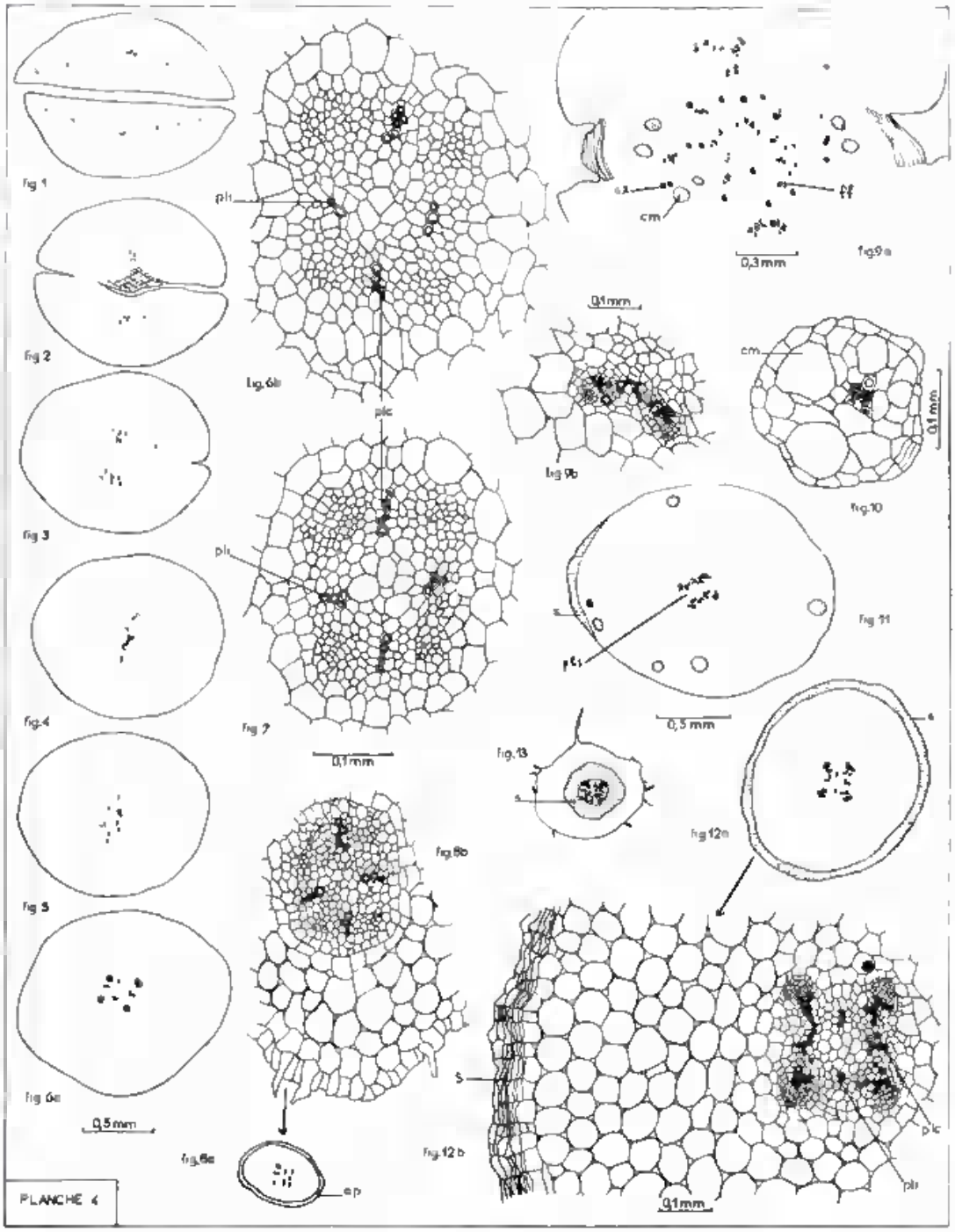
L'hypocotyle et la racine ont une structure alterne formée de quatre massifs de phloème et de quatre pôles de protoxylème centripète. Le parenchyme cortical est formé de cellules arrondies, à méats. L'épiderme papilleux est peu cutinisé.

c) La plantule est dégagée des téguments, et les cotylédons s'écartent à l'horizontale. Les quatre cordons vasculaires épaissis parcourent toute la plantule jusqu'à la zone de croissance de la racine. Les cordons intercotylédonaires s'arrêtent à des niveaux différents dans le haut de l'hypocotyle, les cordons cotylédonaires étant réunis, sous les cotylédons, par un chiasma de trachéides très courtes et trapues (Pl. 1, fig. 5 *b*). La vascularisation des cotylédons est formée d'une nervure principale et de nervures secondaires constituées de trachéides, parfois encore isolées.

Dans l'hypocotyle, les deux pôles ligneux cotylédonaires sont très développés avec métaxylèmes intermédiaire et superposé, les pôles intercotylédonaires réduits au protoxylème. La même structure se retrouve dans la racine. A la base des cotylédons, les faisceaux libéro-ligneux des nervures secondaires se rassemblent en une nervure médiane présentant la même structure que les faisceaux cotylédonaires (Pl. 2, fig. 4).

d) L'épicotyle ou raquette se développe. — Les cordons vasculaires de l'hypocotyle et des cotylédons se sont épaissis. La nervation de la raquette est complexe : de chaque feuille descend un système vasculaire se raccordant aux cordons cotylédonaires. Les premières feuilles formées, les plus proches des cotylédons, ont une nervation en relation directe avec les faisceaux cotylédonaires et forment une courbe. Au contraire, les faisceaux des feuilles les plus récentes, au sommet de la raquette, se rassemblent en éventail dans l'axe de la raquette et rejoignent,

Source : MNHN, Paris



Pl. 4. — *Opuntia robusta* Wendl. : *(stade à cotylédons épanouis)* : **1**, cotylédons; **2** et **3**, hypocotyle au niveau des cotylédons; **4** et **5**, haut de l'hypocotyle; **6**, **a**-hypocotyle, **b**-détail; **7**, base de l'hypocotyle; **8**, **a**-racine, **b**-détail du cylindre central; *(stade à raquette développée)* : **9**, **a**-hypocotyle au niveau des cotylédons, **b**-détail du faisceau cotylédonaire; **10**, feuille jeune; **11**, sommet de l'hypocotyle; **12**, **a**-base de l'hypocotyle, **b**-détail; **13**, racine.

Source : MNHN, Paris

dans le haut de l'hypocotyle, les cordons cotylédonaires. Sous l'aréole, formée de nombreuses soies et de deux ou trois aiguillons, des trachéides se différencient, formant un cordon parallèle au cordon foliaire et le rejoignant.

Anatomiquement, les faisceaux libéro-ligneux de l'épicotyle sont très petits, de structure superposée (Pl. 2, fig. 6). Ils se regroupent au-dessus du niveau d'insertion des cotylédons et forment au-dessous, deux massifs composés chacun de deux arcs discontinus de phloème, symétriques, disposés dans le plan intercotylédonaire et encerclant les éléments ligneux. Dans l'hypocotyle, le phloème forme quatre massifs se superposant au xylème secondaire abondant. Les pôles ligneux intercotylédonaires, réduits au protoxylème, et les pôles cotylédonaires avec métaxylèmes intermédiaire et superposé donnent une structure alterne typique. La même structure se retrouve à la base de l'hypocotyle, et dans la racine où le parenchyme médullaire se lignifie. Une assise subéro-phellodermique se développe donnant un suber abondant. Les oursins d'oxalate de calcium sont nombreux dans le haut de l'hypocotyle, dans l'épicotyle, particulièrement sous les aréoles, et peuvent même exister dans la racine. D'énormes cellules à mucilage existent dans le parenchyme de l'épicotyle, dans les feuilles et dans la partie supérieure de l'hypocotyle (Pl. 2, fig. 7).

11. **CEREUS** Mill.

Espèces étudiées : **C. jamacaru** DC. (Pl. 5 et 6), **C. peruvianus**, Mill. (Pl. 5 et 7), et **C. candicans** Gill. ex Salm — Dyck (Pl. 8 et 9).

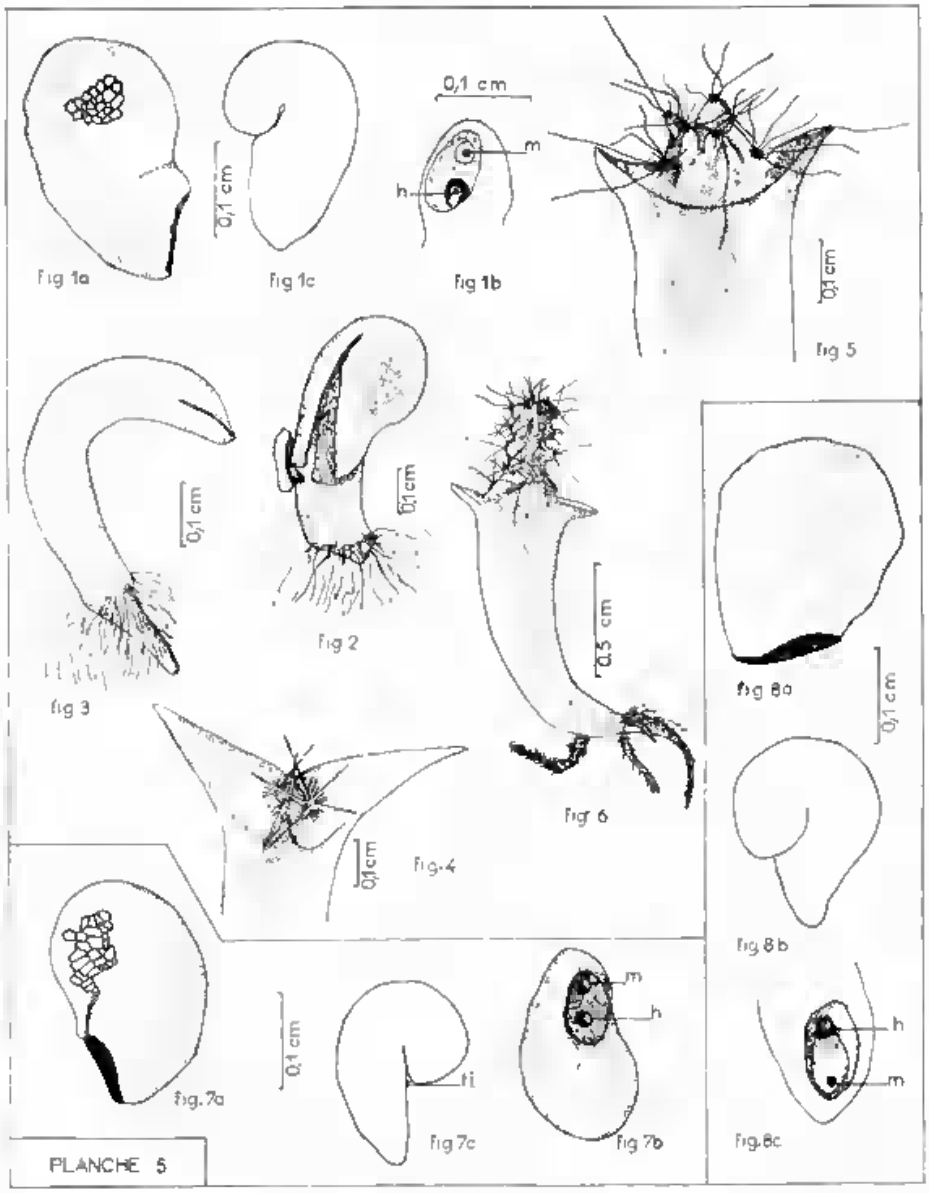
MORPHOLOGIE

a) La graine. — Les graines sont ovoïdes, de 3 mm de long sur 1,5 de large, sauf chez *C. candicans* où elles sont plus petites (1,5 sur 0,75). Sur la partie effilée, une dépression loge le hile très agrandi et le micropyle, à l'extrémité d'un pied chez *C. jamacaru*. Le tégument externe est brun-noir, mat, grenu chez *C. jamacaru*, verruqueux chez *C. peruvianus*, formé de cellules irrégulières (Pl. 5, fig. 1 et 7). Chez *C. candicans*, il est brun-rouge, brillant, présentant des dépressions plus ou moins régulières dues aux épaississements des parois cellulaires. Le tégument interne est, dans tous les cas, membraneux.

L'embryon est courbe, l'hypocotyle droit, volumineux par rapport aux cotylédons repliés sur eux-mêmes, déjà succulents, très réduits chez *C. candicans*. Il n'y a pas de périsperme.

b) La plantule au cours de son développement. — Le tégument se fend au-dessus du hile. Sur la radicule, apparaît un bourrelet qui donnera naissance à la couronne de poils absorbants très longs. Les cotylédons petits, pointus, s'étalent et, près de leur insertion, se développe une aréole, constituée chez *C. jamacaru* et *C. peruvianus* de poils nombreux et de six aiguillons lisses et roux. Les cotylédons s'écartent et entre eux

Source : MNHN, Paris

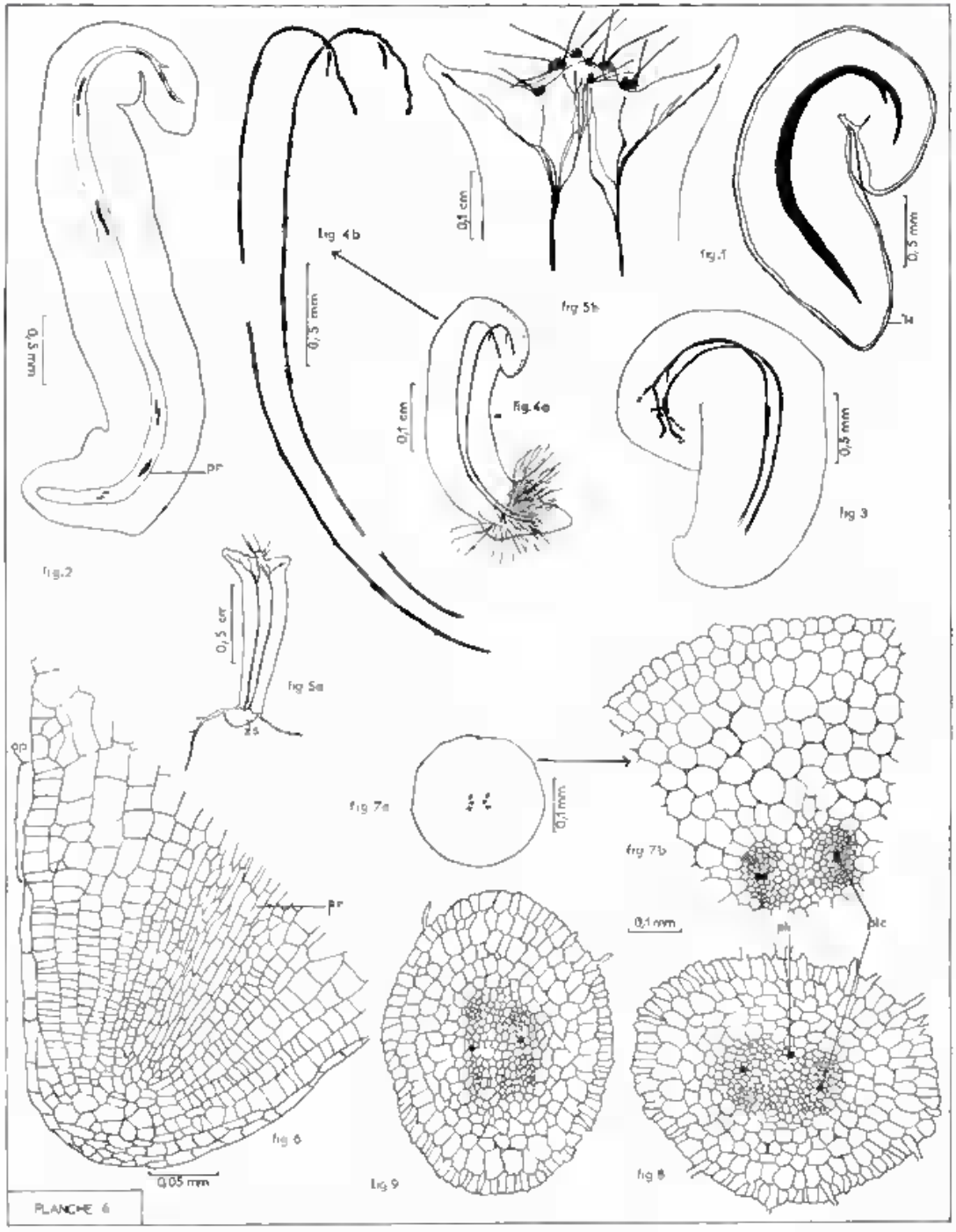


Pl. 5. — *Cereus jamacaru* DC. : **1**, **a**-graine, **b**-détail du hile (h) et du micropyle (m) ; **c**-embryon ; **2** et **3**, deux phases de la germination ; **4**, formation des aréoles cotylédonaires ; **5** et **6**, formation de l'épicotyle. — *Cereus peruvianus* Mill. : **7**, **a**-graine, **b**-détail du hile et du micropyle, **c**-embryon. — *Cereus senilis* Sd. : **8**, **a**-graine, **b**-détail du hile et du micropyle, **c**-embryon.

apparaissent, en position décussée, deux masses charnues, les mamelons, qui se développent et portent contre leur face interne une aréole. Ils sont disposés sur cinq hélices chez *C. jamacaru* et *C. peruvianus*. Les cotylédons sont persistants et forment un plateau à la base de l'épicotyle (Pl. 5, fig. 5-6). L'hypocotyle atteint 1 cm de haut environ; cependant, chez *C. candicans*, il est plus globuleux, très charnu et atteint 0,4 mm de haut sur 0,3 de large (Pl. 8, fig. 7).

La racine primaire se ramifie beaucoup. Elle se subérise rapidement, de même la base de l'hypocotyle. La coiffe est importante chez *C. jamacaru*

Source : MNHN, Paris



Pl. 6. — *Cereus jamacaru* DC. : **1**, procambium de l'embryon; **2**, apparition des premières trachéides; **3**, différenciation des cordons cotylédonaires; **4**, **a**-individualisation des cordons cotylédonaires, **b**-détail; **5**, **a**-apparition des mamelons (s = suber), **b**-détail de la vascularisation; **6**, coupe longitudinale de la racine (ap = anneau pilifère); **7**, *(stade avec les deux cotylédons épanouis)* **a**-hypocotyle, **b**-détail; **8**, racine; **9**, racine, structure typique.

Source : MNHN, Paris

et *C. peruvianus*, formée de cinq à six assises de cellules. La future assise pilifère est formée d'une dizaine de grandes cellules, s'étendant sur 0,1 mm environ.

Chez *C. candicans*, les cas de tricotylédonie sont fréquents : un cotylédon est toujours prédominant sur les deux autres et une aréole cotylédonaire se développe à sa surface. L'autre aréole cotylédonaire apparaît à cheval sur les deux autres cotylédons. Les premières feuilles se développent en position normale, décussée entre les deux aréoles cotylédonaires (Pl. 8, fig. 5).

ANATOMIE ET TRACHÉOGÉNÈSE

a) L'EMBRYON. — Il est formé d'un parenchyme indifférencié, bourré de réserves lipidiques. Le procambium des cordons cotylédonaires et des premiers cordons foliaires est nettement individualisé (Pl. 6, fig. 1).

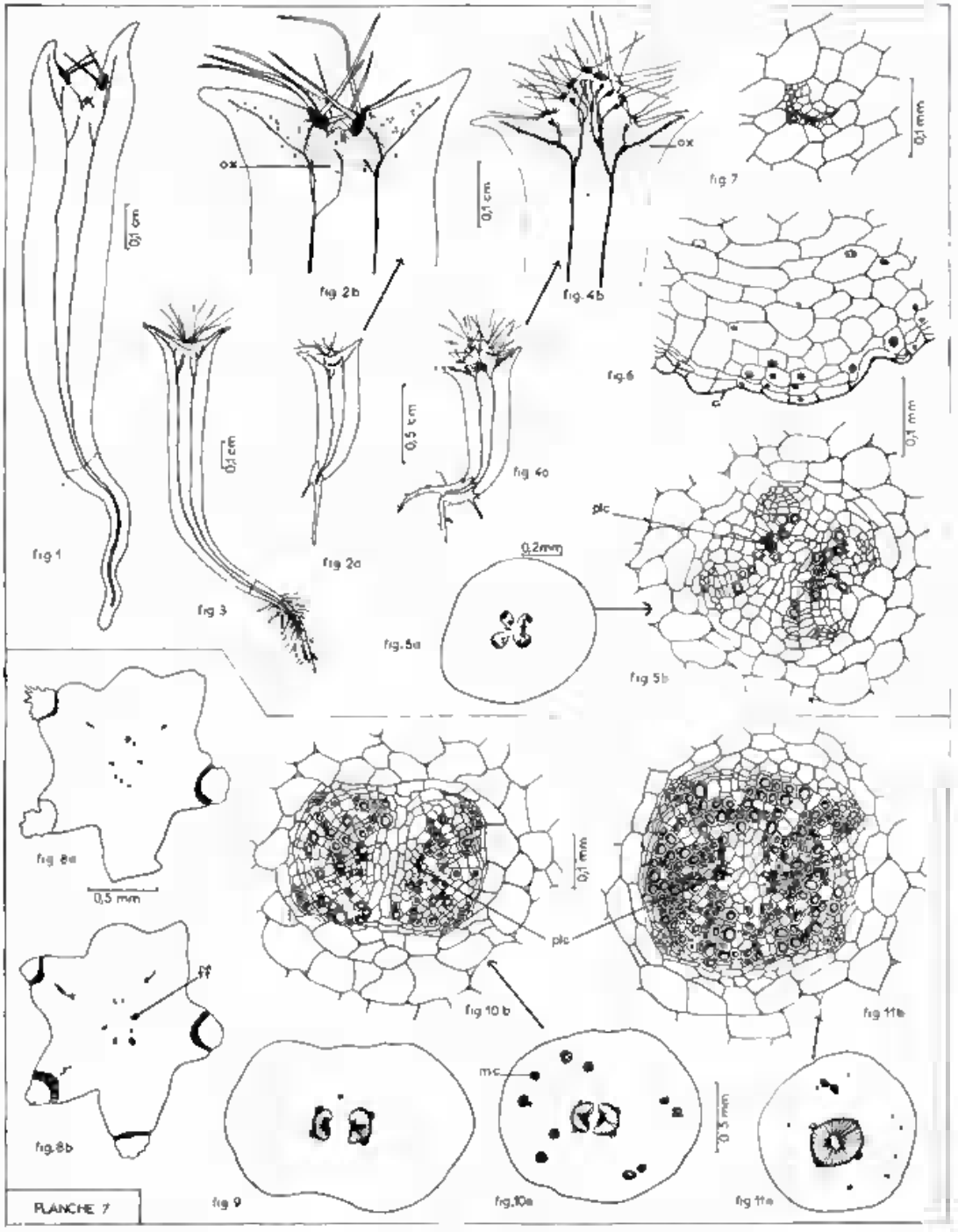
b) DÈS QUE LA RADICULE APPARAÎT, les premières trachéides isolées se forment dans les cotylédons et l'hypocotyle (Pl. 6, fig. 2); puis, de part et d'autre, de nouvelles trachéides se différencieront, établissant un cordon continu depuis les cotylédons jusqu'à la zone pilifère. Ces trachéides sont annelées ou spiralées, courtes dans les cotylédons (50 à 100 μ), plus longues dans l'hypocotyle (200 μ). Ce cordon vasculaires s'épaissit ensuite par la différenciation de trachéides parallèlement à son parcours. Les premières trachéides des aréoles cotylédonaires se différencient dans la région apicale; elles sont très courtes.

Les deux faisceaux libéro-ligneux, disposés symétriquement dans les plans cotylédonaires et constitués chacun d'un pôle ligneux flanqué de deux massifs de phloème, se retrouvent dans l'hypocotyle et dans la racine. Cependant, chez *C. candicans*, à la base de l'hypocotyle et dans la racine, les massifs libériens se soudent deux à deux dans le plan intercotylédonaire (Pl. 9, fig. 3, 4).

c) LES PREMIERS MAMELONS SE DÉVELOPPENT. — Les cordons cotylédonaires et ceux des aréoles cotylédonaires se sont épaissis et forment des amas sous-aréolaires. Les faisceaux foliaires apparaissent : des trachéides se différencient d'une part dans le mamelon, d'autre part au sommet de l'hypocotyle, près des cordons cotylédonaires. Par différenciation basipète et basifuge, ces éléments se juxtaposent et constituent le cordon foliaire. Il faut noter la présence, chez *C. peruvianus*, d'oursins d'oxalate de calcium, concentrés surtout dans la région sous-apicale (Pl. 7, fig. 2 *b*-4 *b*).

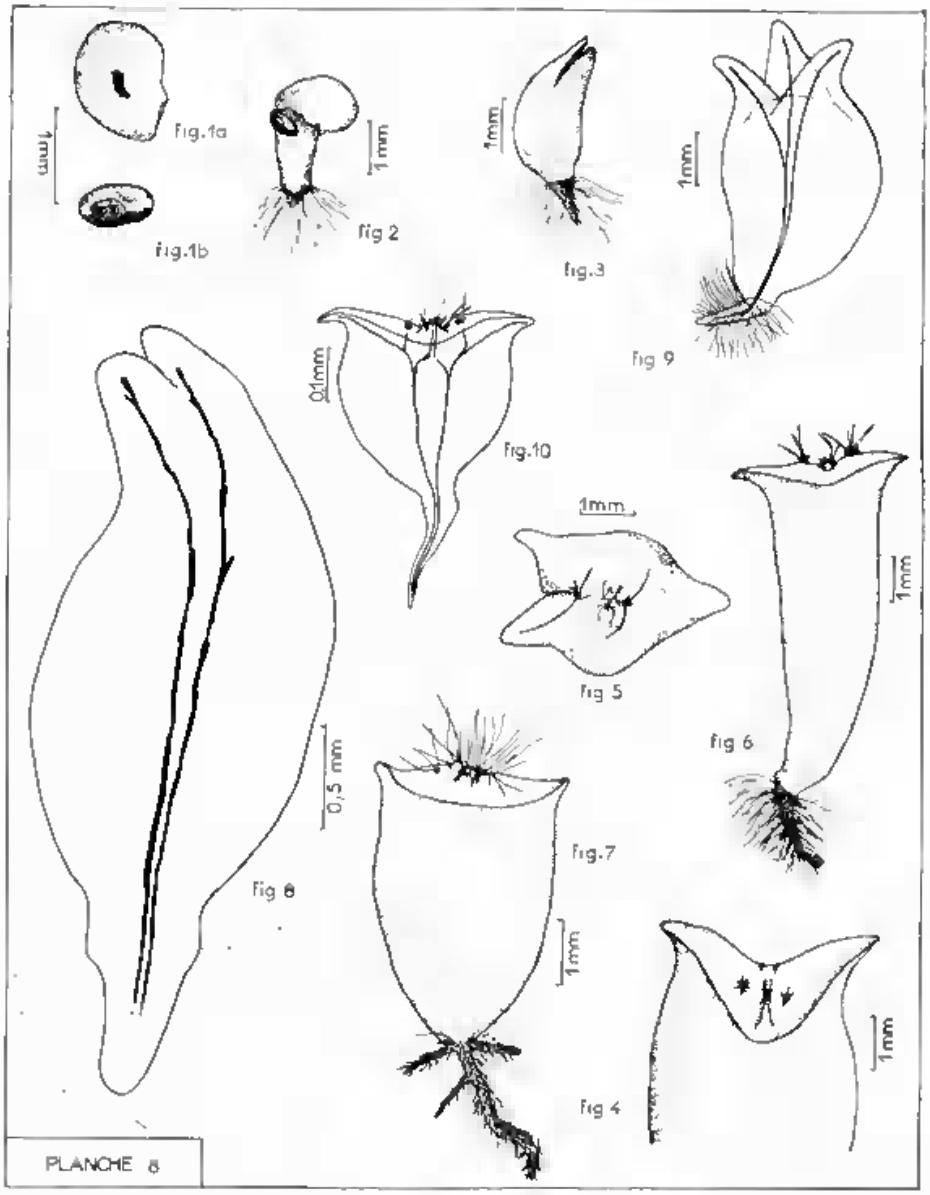
Dans l'hypocotyle et dans la racine, on retrouve les deux massifs libéro-ligneux disposés dans le plan cotylédonaire et constitués chacun d'un pôle de protoxylème et de deux ailes de métaxylèmes intermédiaire et superposé. Un cambium libéro-ligneux se développe, donnant les premiers éléments secondaires. Chez *C. candicans*, les massifs de phloème se soudent deux à deux dans les plans intercotylédonaires, à la base de

Source : MNHN, Paris



Pl. 7. — *Cereus peruvianus* Mill. : **1**, trachéogenèse; **2**, **a**-formation des premiers mamelons, **b**-détail; **3**, stade ultérieur; **4**, **a**-formation de l'épicotyle, **b**-détail. — *Stade avec deux mamelons :* **5**, **a**-niveau de l'hypocotyle; **b**-détail du cylindre central; **6**, détail de l'épiderme; **7**, vascularisation d'un cotylédon. — *Stade avec épicotyle développé :* **8**, **a** et **b**-épicotyle; **9**, haut de l'hypocotyle; **10**, **a**-hypocotyle, **b**-détail; **11**, **a**-base de l'hypocotyle, **b**-détail du cylindre central.

Source : MNHN, Paris

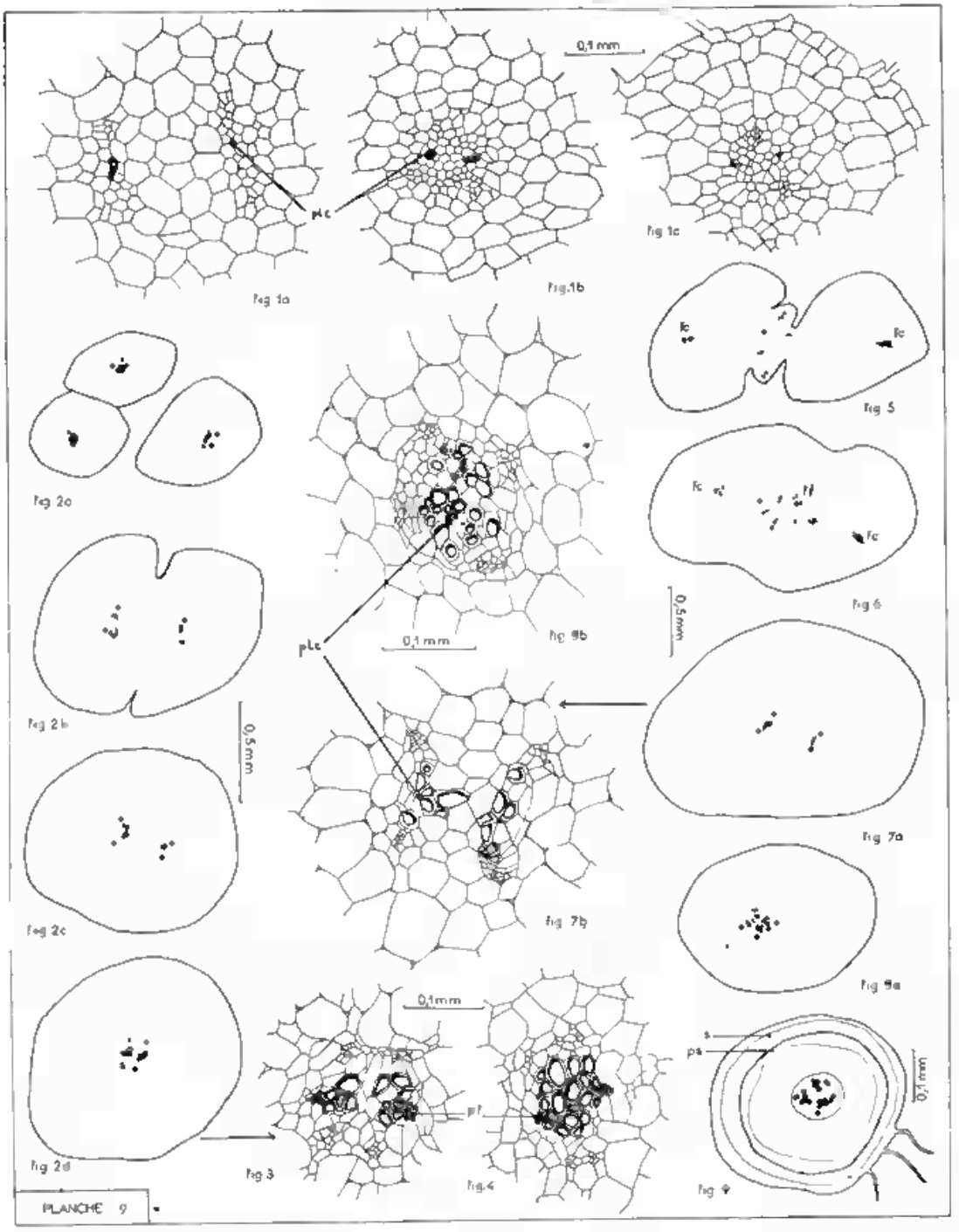


Pl. 8. — *Cereus candicans* Gill. ex Sm. : **1**, graine, **b**-détail du hile et du micropyle; **2** et **3**, stades de la germination; **4**, apparition des aréoles cotylédonaires et des premiers mamelons; **5**, cas de tricotylédonie; **6** et **7**, développement de l'épicotyle; **8**, différenciation des cordons cotylédonaires; **9**, idem dans un cas de tricotylédonie; **10**, développement des faisceaux des aréoles cotylédonaires et des mamelons.

l'hypocotyle et dans la racine. A côté des pôles ligneux, des éléments du métaxylème forment une bande diamétrale. Le parenchyme est formé de grandes cellules contenant quelques oursins d'oxalate de calcium, localisés près des faisceaux chez *C. peruvianus*. A la base de l'hypocotyle, un camhium subéro-phellodermique se forme par des cloisonnements tangentiels de l'épiderme.

Les cotylédons sont formés d'un parenchyme à grandes cellules présentant peu de méats. L'épiderme papilleux est recouvert d'une cuticule épaisse, surtout sur la face supérieure. Le faisceau libéro-ligneux est formé

Source : MNHN, Paris



Pl. 9. — *Cereus candicans* Gill. ex Sm. : *Stade où la radicule sort :* **1**, **a**-haut de l'hypocotyle, **b**-hypocotyle, **c**-racine. — *Stade avec trois cotylédons épanouis :* **2**, **a**-cotylédon, **b**-base extrême des cotylédons, **c**-haut de l'hypocotyle, **d**-hypocotyle ; **3**, détail de 2 d ; **4**, racine. — *Stade avec deux mamelons développés :* **5**, niveau des cotylédons ; **6**, haut de l'hypocotyle ; **7**, **a**-hypocotyle, **b**-détail ; **8**, **a**-base de l'hypocotyle, **b**-détail ; **9**, racine (ps = parenchyme secondaire).

Source : MNHN, Paris

d'un massif de six ou sept trachéides de proto- et de métaxylème, flanqué de deux massifs de phloème.

d) L'ÉPICOTYLE S'ÉBAUCHE. — Les faisceaux cotylédonaires se sont épaissis. Chaque mamelon est vascularisé par un cordon de trachéides spiralées. Ces cordons se rejoignent les uns les autres et s'immiscent dans le cordon cotylédonaire. Dans la région sous-aréolaire, deux ou trois files de trachéides se différencient, s'épaississent pour ne plus former qu'un seul cordon foliaire (Pl. 7, fig. 4). Chez *C. peruvianus*, des oursins d'oxalate de calcium se concentrent sous l'épicotyle, au niveau des cotylédons. Ils apparaissent également disséminés à la base de l'hypocotyle.

Les faisceaux foliaires, dans l'épicotyle, sont très réduits et ont une structure superposée. Dans l'hypocotyle, les faisceaux forment deux massifs symétriques dans le plan cotylédonaire. Chaque massif est composé d'un pôle de protoxylème de petit diamètre, et de deux ailes de métaxylèmes intermédiaire et superposé; un cambium libéro-ligneux donne un xylème secondaire abondant. Le phloème est peu abondant. Le parenchyme médullaire est réduit à trois ou quatre assises de cellules allongées entre les massifs ligneux. A la base de l'hypocotyle et dans la racine, le xylème secondaire forme une couronne complète entre les deux pôles ligneux. Le parenchyme médullaire est réduit à quelques cellules. Chez *C. peruvianus*, l'épicotyle contient des grains d'amidon et des oursins d'oxalate de calcium. La cuticule et le suber, à la base de l'hypocotyle et dans la racine, sont épais.

Dans les cas de tricotylédonie (Pl. 8, fig. 5), chez *C. candicans*, chaque cotylédon est vascularisé par un cordon. L'un des cordons cotylédonaires est autonome et parcourt tout l'hypocotyle. Les deux autres se soudent dans le haut de l'hypocotyle et ne forment plus qu'un seul cordon descendant jusqu'à la racine (Pl. 9, fig. 2). Anatomiquement, chaque cotylédon possède un pôle ligneux, plus développé dans le cotylédon indépendant. Les xylèmes des deux cotylédons soudés se rapprochent au niveau des cotylédons, et, dans l'hypocotyle, il n'existe plus que deux pôles ligneux, symétriques dans les plans cotylédonaires, formés chacun de petits éléments de protoxylème et flanqués de deux massifs de phoème. Le métaxylème, formé de gros éléments, est très développé.

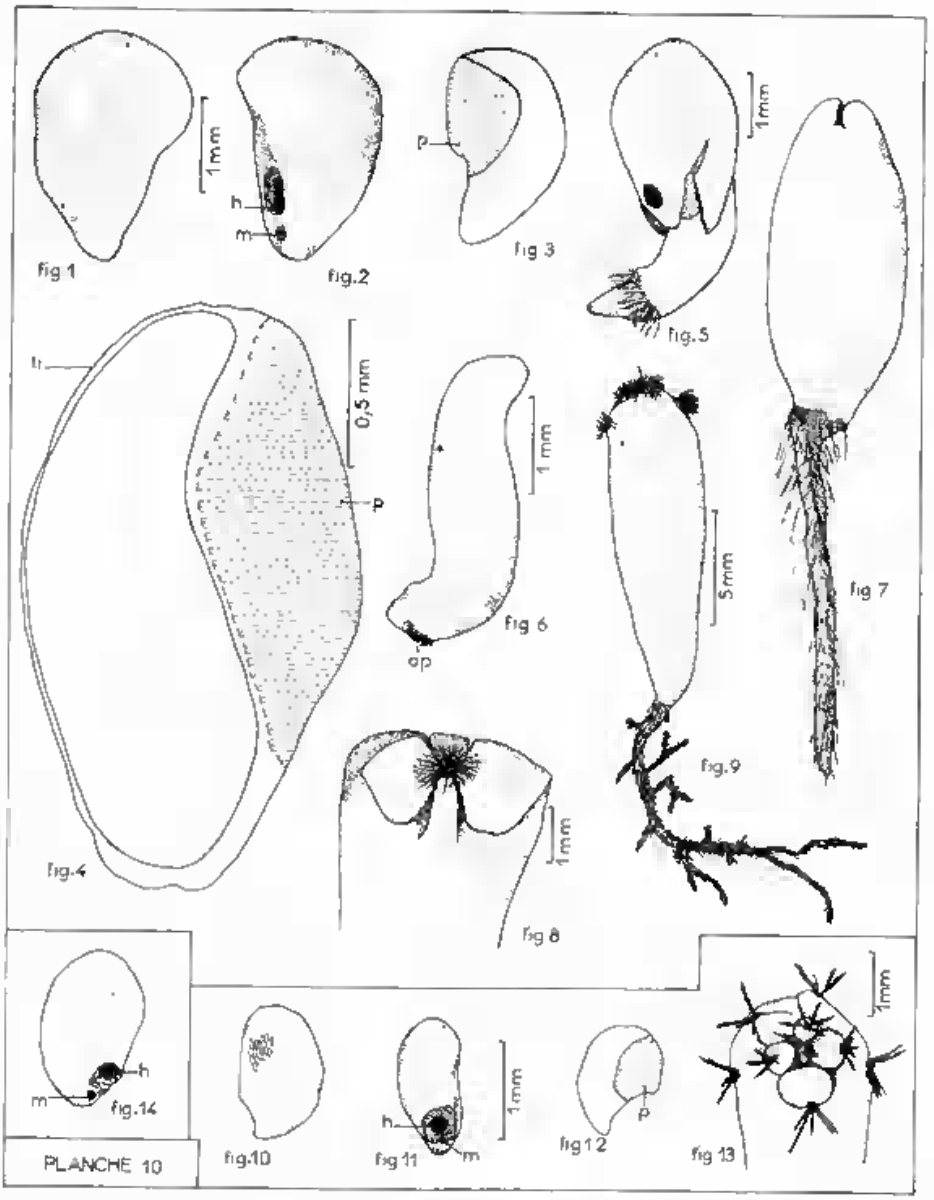
III. ECHINOCACTUS LINK et OTTO.

Espèces étudiées : **E. ingens** ZUCC. (Pl. 10 à 13), **E. uncinatus** HOPF. et **E. grusonii** HILDM. (Pl. 10 et 11).

MORPHOLOGIE

a) LA GRAINE. — Les graines sont ovoïdes (3 mm sur 2 mm chez *E. ingens*, 1,5 sur 1 mm chez *E. uncinatus* et *E. grusonii*) (Pl. 10, fig. 1, 10, 14). A la partie effilée, le hile, agrandi, forme une cavité sous laquelle se

Source : MNHN, Paris



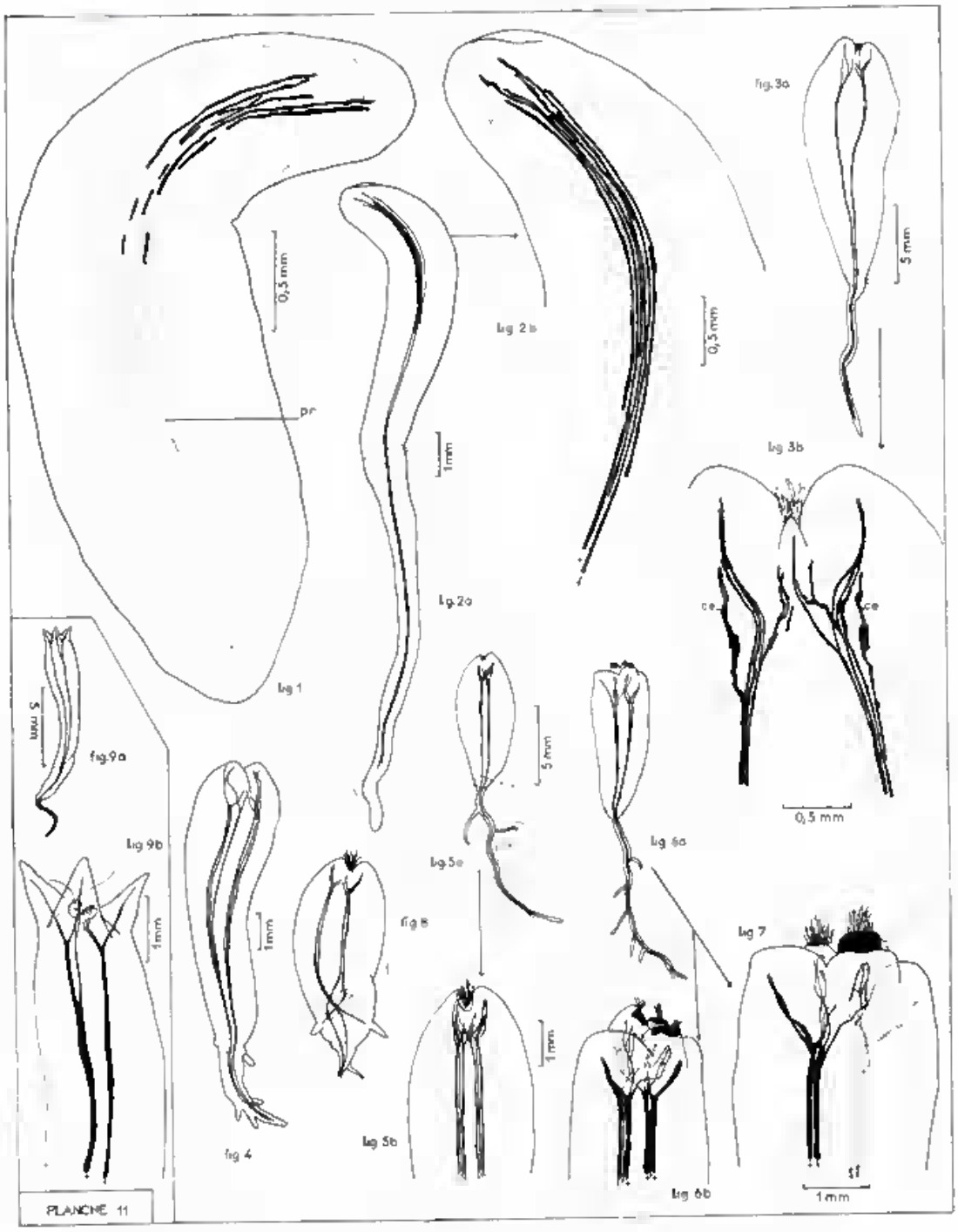
Pl. 10. — *Echinocactus ingens* Zucc. : **1** et **2**, graine; **3** et **4**, embryon et coupe (p = périsperme); **5**, **6** et **7**, développement de la plantule; **8**, apparition des deux premières feuilles; **9**, plantule âgée. — *Echinocactus uncinatus* Hopf. : **10** et **11**, graine; **12**, embryon; **13**, plantule âgée. — *Echinocactus Grusonii* Hildm. : **14**, graine.

situe le micropyle; cependant, chez *E. uncinatus*, le micropyle se situe sur le rebord de la cavité. Le tégument externe est dur, lisse, brillant, brun-rouge ou noir, finement réticulé chez *E. uncinatus*. Le tégument interne est membraneux.

L'embryon est courbe; les cotylédons sont très réduits; effilés. Le périsperme, collé contre les cotylédons et l'hypocotyle, est abondant particulièrement chez *E. ingens*.

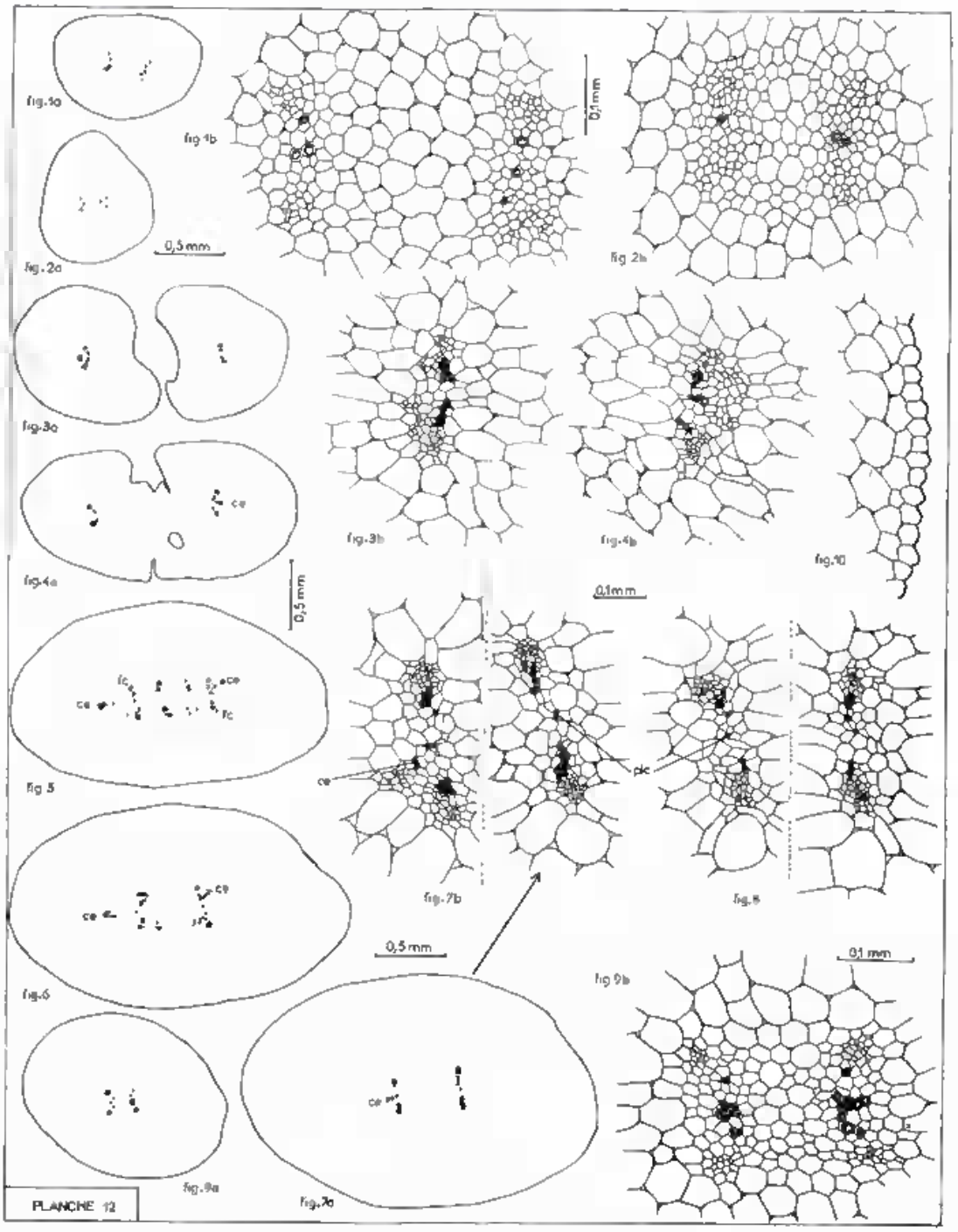
b) La plantule au cours de son développement. — Une semaine environ après le semis, le tégument externe se fend dans la région du hile.

Source : MNHN, Paris



Pl 11. — *Echinocactus ingens* Zucc. : **1**, apparition des trachéides; **2**, **a**-cordons continus de trachéides, **b**-détail; **3**, **a**-différenciation des faisceaux foliaires, **b**-détail; **4**, **5a** et **5b**, vascularisation à des stades ultérieurs; **6**, **a** et **b**-formation des mamelons; **7**, vascularisation d'un mamelon; **8**, anomalie avec deux racines partant de l'hypocotyle. — *Echinocactus Grusonii* Hildm. : **9**, **a**-tricotylédonie, **b**-détail.

Source : MNHN, Paris



Pl. 12. — *Echinocactus ingens* Zucc. : *Stade où la racine sort* : **1**, a-haut de l'hypocotyle, **b**, détail; **2**, a-racine, **b**-détail. — *Stade avec les deux cotylédons épanouis* : **3**, a-cotylédon-**b**-détail du cotylédon de gauche; **4**, a-niveau des cotylédons, **b**-détail du faisceau cotylédonaire droit; **5**, sommet de l'hypocotyle; **6**, haut de l'hypocotyle (ce = faisceau cotylédonaire externe); **7**, a et **b**, et **8**, coupes à des niveaux légèrement inférieurs; **9**, a-hypocotyle, **b**-détail.

Source : MNHN, Paris

La radicule apparaît, présentant un petit bourrelet à sa base sur lequel se développera l'assise pilifère. L'hypocotyle renflé et blanchâtre se dégage. Au sommet de l'hypocotyle succulent, deux cotylédons, massifs et arrondis chez *E. ingens*, pointus ailleurs, enserrent l'apex. Les cotylédons s'écartent, laissant apparaître, en position décussée, deux petits mamelons à la face interne desquels se développent les soies des aréoles. L'hypocotyle a atteint sa taille maximale : 1 cm de haut sur 0,5 de large chez *E. ingens*, 3 mm de haut sur 1,5 de large chez *E. uncinatus* et *E. grusonii*. Chez *E. ingens* les mamelons trapus se développent, et aux soies des aréoles se mélangent trois aiguillons d'aspect pelucheux. Ailleurs, ils sont moins volumineux et les aiguillons, très ramifiés, sont au nombre de cinq. Dans tous les cas, les cotylédons se fondent dans la masse succulente de l'hypocotyle et deviennent indiscernables (Pl. 10, fig. 9).

La racine principale se ramifie beaucoup et se subérise rapidement ainsi que la base de l'hypocotyle. La coiffe est importante, formée de six à sept assises de cellules. Le bourrelet qui donnera naissance à l'assise pilifère, est formé de grandes cellules s'étendant sur 150 μ environ.

ANATOMIE ET TRACHÉOGÉNÈSE

Il faut distinguer *Echinocactus ingens* des deux autres espèces étudiées.

A. **Echinocactus ingens** (Pl. 13).

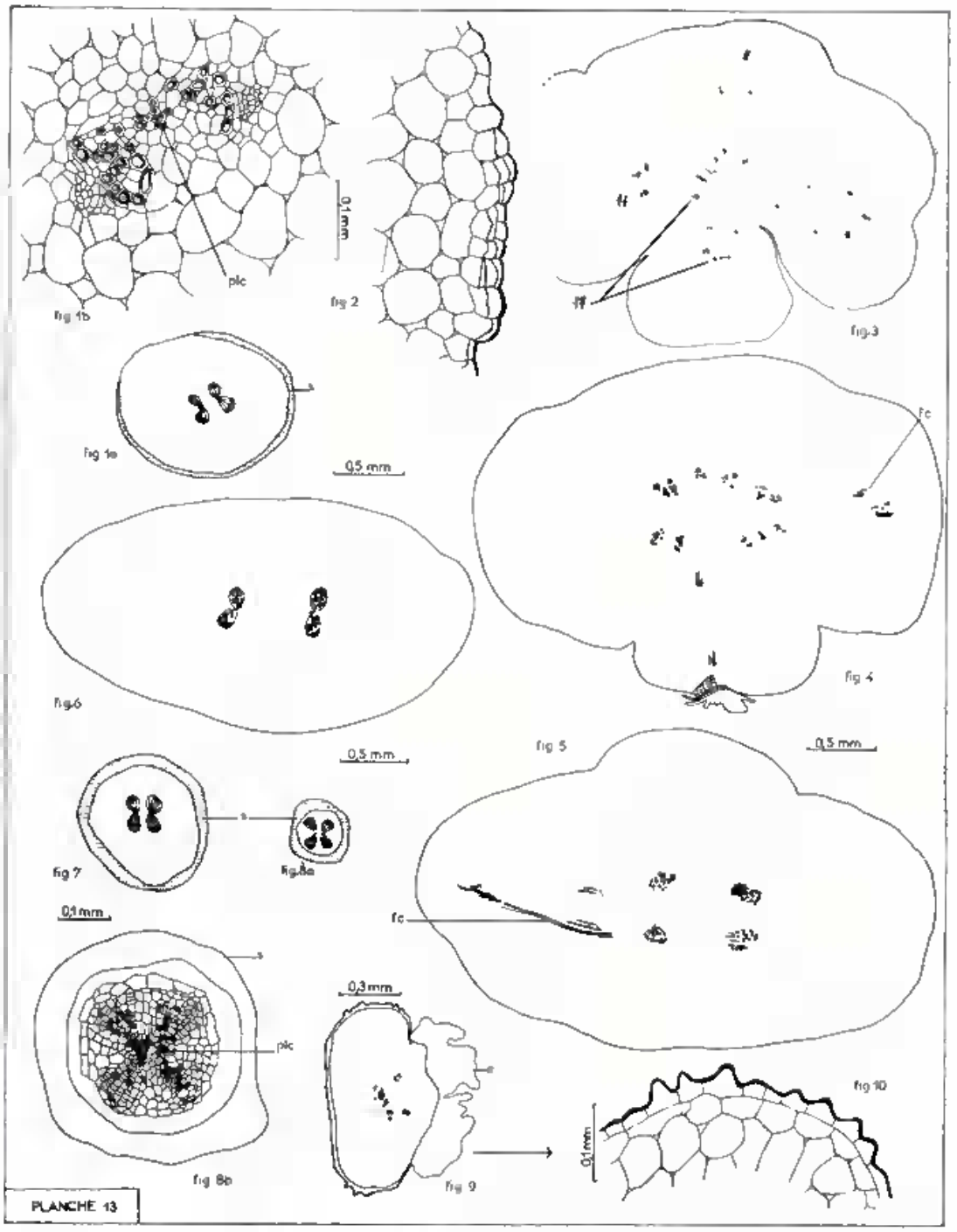
a) L'EMBRYON. — Il est formé d'un parenchyme indifférencié, bourré de globules lipidiques. Le procambium des cordons cotylédonaires et des premiers cordons foliaires est individualisé. Anatomiquement, dans l'hypocotyle, on distingue quatre massifs de protophloème.

b) DÈS QUE LE TÉGUMENT SE FEND, des trachéides courtes, isolées, apparaissent dans les cotylédons et le haut de l'hypocotyle. Lorsque la radicule se développe, ces trachéides forment alors deux cordons, chacun étant composé de trois files de trachéides : une file centrale, de trachéides en continuité et deux files latérales de trachéides contiguës dans les cotylédons et encore isolées dans le haut de l'hypocotyle. La vascularisation d'un cotylédon est en avance sur celle de l'autre.

c) LA PLANTULE SE DÉGAGE DES TÉGUMENTS. — La radicule s'allonge. La vascularisation progresse de façon basipète et atteint la zone submérismatique de la racine, zone de formation de l'assise pilifère. Les deux cordons vasculaires sont toujours formés de trois files de trachéides dont une seule parcourt toute la plantule; les deux autres s'arrêtent à des niveaux différents de l'hypocotyle. Dans les cotylédons, ces files sont formées de trachéides annelées, petites, trapues. A mesure que l'on descend dans l'hypocotyle, les trachéides s'allongent et sont remplacées, à la base de l'hypocotyle et dans la racine, par des vaisseaux annelés ou spiralés.

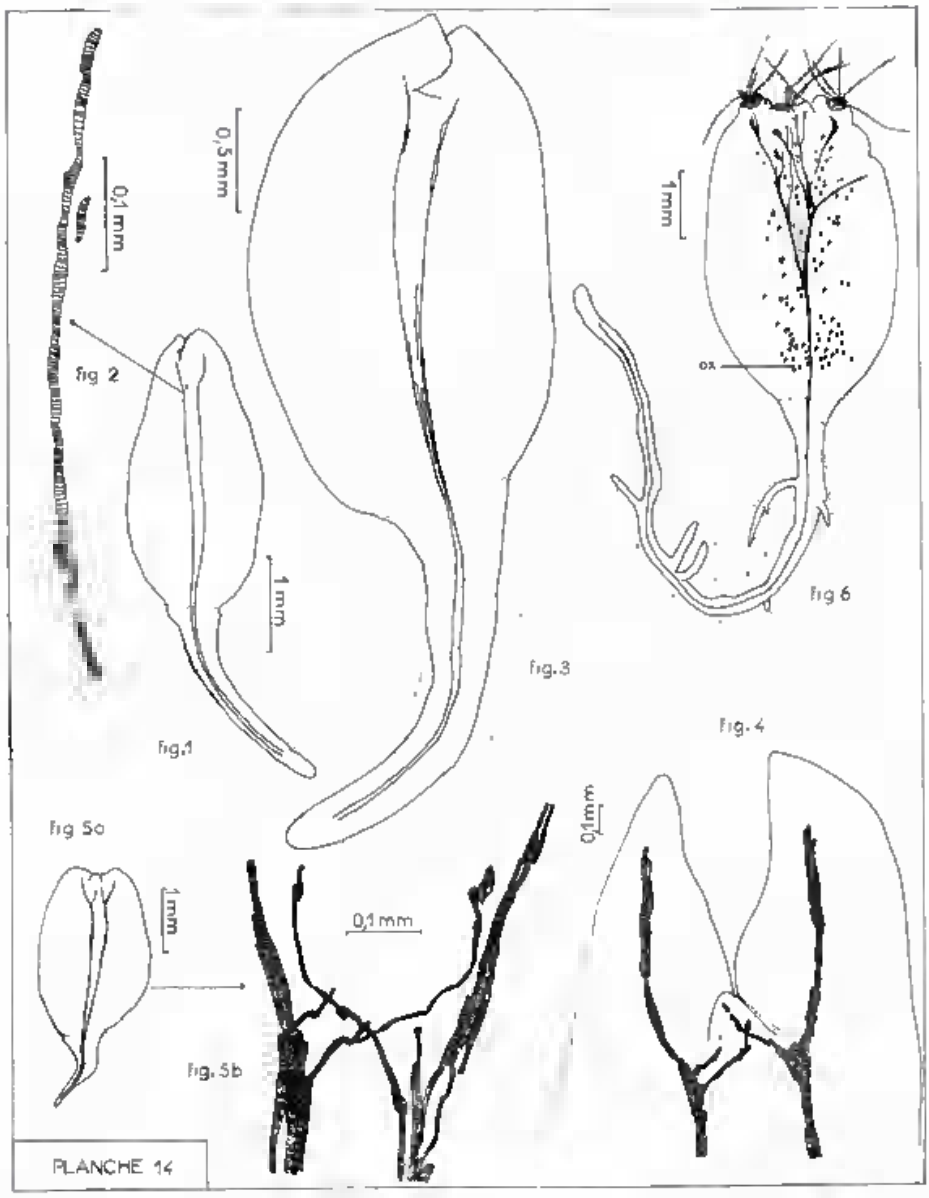
Au niveau des cotylédons, les faisceaux cribrovasculaires, situés dans les plans cotylédonaires, sont composés chacun d'un centre ligneux

Source : MNHN, Paris



Pl. 13. — *Echinocactus ingens* Zucc. : *Stade à deux feuilles :* **1**, a-base de l'hypocotyle; b-détail d'un faisceau cotylédonaire; **2**, détail du parenchyme cortical. — *Stade avec épicotyle développé :* **3**, épicotyle; **4** et **5**, niveau des cotylédons; **6**, hypocotyle; **7**, base de l'hypocotyle; **8**, a-racine, b-détail; **9**, coupe transversale d'un mamelon (a = aréole); **10**, détail de l'épiderme.

Source : MNHN, Paris



Pl. 14. — *Echinocactus uncinatus* Hopf. : **1**, faisceaux cotylédonaires; **2**, détail; **3**, épaississement des faisceaux cotylédonaires; **4**, **5a** et **5b**, vascularisation des premières feuilles; **6**, vascularisation d'une plantule âgée.

de deux ou trois trachéides isolées flanqué de deux massifs de phloème. Dans l'hypocotyle, ces faisceaux sont formés chacun d'une ou deux trachéides et de deux massifs de phloème.

d) Les premiers mamelons se développent. — Deux cordons vasculaires parcourent la plantule depuis les cotylédons jusqu'à l'extrémité de la racine, formés chacun de trois files de trachéides. Ces files, distinctes dans les cotylédons, se fusionnent plus ou moins dans le haut de l'hypocotyle. Chaque cotylédon comprend une nouvelle file de trachéides très courtes, différenciées à la base des cotylédons, plus externe que les cordons cotylédonaires et les rejoignant. Les mamelons sont parcourus par un

Source : MNHN, Paris

cordon de trachéides très courtes, rejoignant les cordons cotylédonaires. En outre de nouveaux éléments vasculaires apparaissent dans la région sous-apicale. L'un d'eux, plus en avance, est constitué de trachéides courtes présentant une ramification en Y avant de rejoindre le cordon cotylédonaire. L'autre, moins avancé, a trois centres de différenciation de trachéides qui se rejoignent pour former un cordon.

Les faisceaux libéro-ligneux sont formés dans chaque cotylédon d'un pôle ligneux isolé et de deux massifs de métaxylème superposés. Au sommet de l'hypocotyle, à ce faisceau viennent s'ajouter les faisceaux foliaires et le faisceau cotylédonaire externe, de structure superposée. A la base de l'hypocotyle et dans la racine, les deux pôles ligneux centripètes sont bien développés, les métaxylèmes intermédiaire et superposé sont réduits. Le parenchyme est formé de grandes cellules arrondies, à méats. L'épiderme est papilleux, la cuticule mince.

e) L'ÉPICOTYLE SE DÉVELOPPE. — La vascularisation des mamelons est ramifiée, formée de files de trachéides grossièrement parallèles, reliées par des trachéides transversales. La vascularisation s'arrête en dessous de l'aréole et les cordons foliaires rejoignent, dans le haut de l'hypocotyle, les cordons vasculaires foliaires très épaissis.

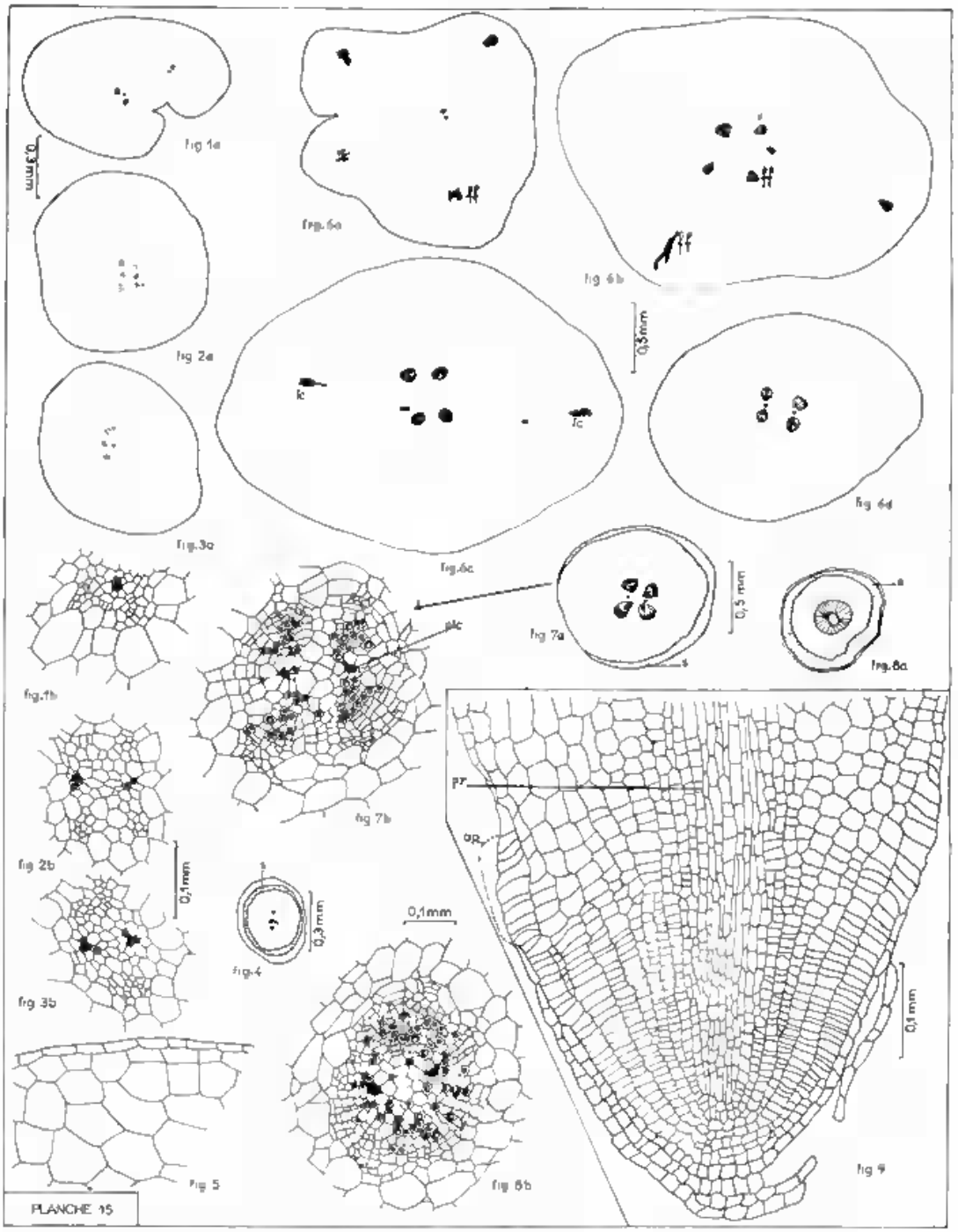
Dans chaque mamelon, on trouve plusieurs faisceaux libéro-ligneux de structure superposée. Les faisceaux foliaires se groupent sur une ellipse au niveau des cotylédons et s'immiscent dans les faisceaux cotylédonaires. Dans l'hypocotyle, ces faisceaux se rassemblent dans les plans cotylédonaires en deux massifs constitués chacun d'un pôle ligneux et de deux ailes de métaxylème primaire et secondaire superposé au phloème. Dans la racine, le parenchyme médullaire est très réduit; les pôles de protoxylème sont très développés, les métaxylèmes plus réduits. Le parenchyme est toujours à méats. La cuticule devient épaisse, surtout sur les mamelons, et un cambium subéro-phellodermique donne, à la base de l'hypocotyle et dans la racine, un suber épais et un phelloderme réduit à une ou deux assises de cellules.

B. **Echinocactus uncinatus** (Pl. 15) et **Echinocactus grusonii** (Pl. 11, fig. 9).

a) La vascularisation est plus simple que chez *E. ingens*. Elle s'ébauche par la formation de deux cordons vasculaires de trachéides parcourant la plantule depuis les cotylédons jusqu'à la zone pilifère; ces trachéides sont disposées sur une seule rangée; elles sont annelées, très courtes au niveau des cotylédons, plus longues dans l'hypocotyle (200μ environ). Les cordons vasculaires s'épaississent par la différenciation de trachéides spiralées. Des vaisseaux spiralés apparaissent à la partie inférieure de l'hypocotyle; ils sont annelés, de diamètre plus petit.

Les deux faisceaux libéro-ligneux sont composés chacun de deux ou trois trachéides de protoxylème, flanqués de deux massifs de phloème. Dans la racine, ces faisceaux se rapprochent et le xylème peut former

Source : MNHN, Paris



Pl. 15. — *Echinocactus uncinatus* Hopf. : *Stade avec les deux cotylédons épanouis :* **1**, a-niveau des cotylédons, **b**-détail; **2**, a-hypocotyle, **b**-détail; **3**, a-base de l'hypocotyle, **b**-détail; **4**, racine; **5**, détail de l'épiderme. — *Stade avec épicotyle développé :* **6**, a- et **b**-épicotyle, **c**-niveau des cotylédons, **d**-hypocotyle; **7**, a-base de l'hypocotyle, **b**-détail; **8**, a-racine, **b**-détail. — *Echinocactus ingens* Zucc. : **9**, coupe longitudinale de la racine.

Source : MNHN, Paris

une bande diamétrale. Le parenchyme est à méats; l'épiderme est régulier, la cuticule mince.

b) L'ÉPICOTYLE SE DÉVELOPPE. — Les cordons vasculaires cotylédonaires se sont épaissis et se terminent dans la masse parenchymateuse, les cotylédons s'étant fondus dans la masse de l'hypocotyle. Les faisceaux foliaires sont formés d'une file de trachéides se terminant sous l'aréole par un amas en forme d'éventail. Des oursins d'oxalate de calcium apparaissent dans l'hypocotyle, groupés autour des faisceaux libéroligneux.

Les faisceaux foliaires, de structure superposée, s'immiscent dans les faisceaux cotylédonaires. Ceux-ci, disposés dans les plans cotylédonaires, sont constitués d'un pôle ligneux de protoxylème à éléments de très petit diamètre et de deux ailes de métaxylèmes primaire et secondaire superposés. Dans la racine, la moelle se lignifie, mais la disposition des faisceaux reste identique. A la partie inférieure de l'hypocotyle, et dans la racine, un suber se développe. Des oursins d'oxalate de calcium apparaissent dans le parenchyme à méats de l'épicotyle et dans le haut de l'hypocotyle.

Les cas de tricotylédonie sont fréquents chez *E. grusonii* (Pl. 11, fig. 9 *a*). Trois cotylédons innervés par trois cordons cotylédonaires dont deux se soudent rapidement l'un à l'autre. Deux feuilles et leurs aréoles se développent dont l'une, plus importante, est irriguée par des faisceaux reliés aux deux cotylédons soudés.

IV. **ASTROPHYTUM** LEM.

Espèces étudiées : **A. ornatum** (D.C.) WEBB. (Pl. 16, 17 et 18) et **A. myriostigma** LEM (Pl. 18).

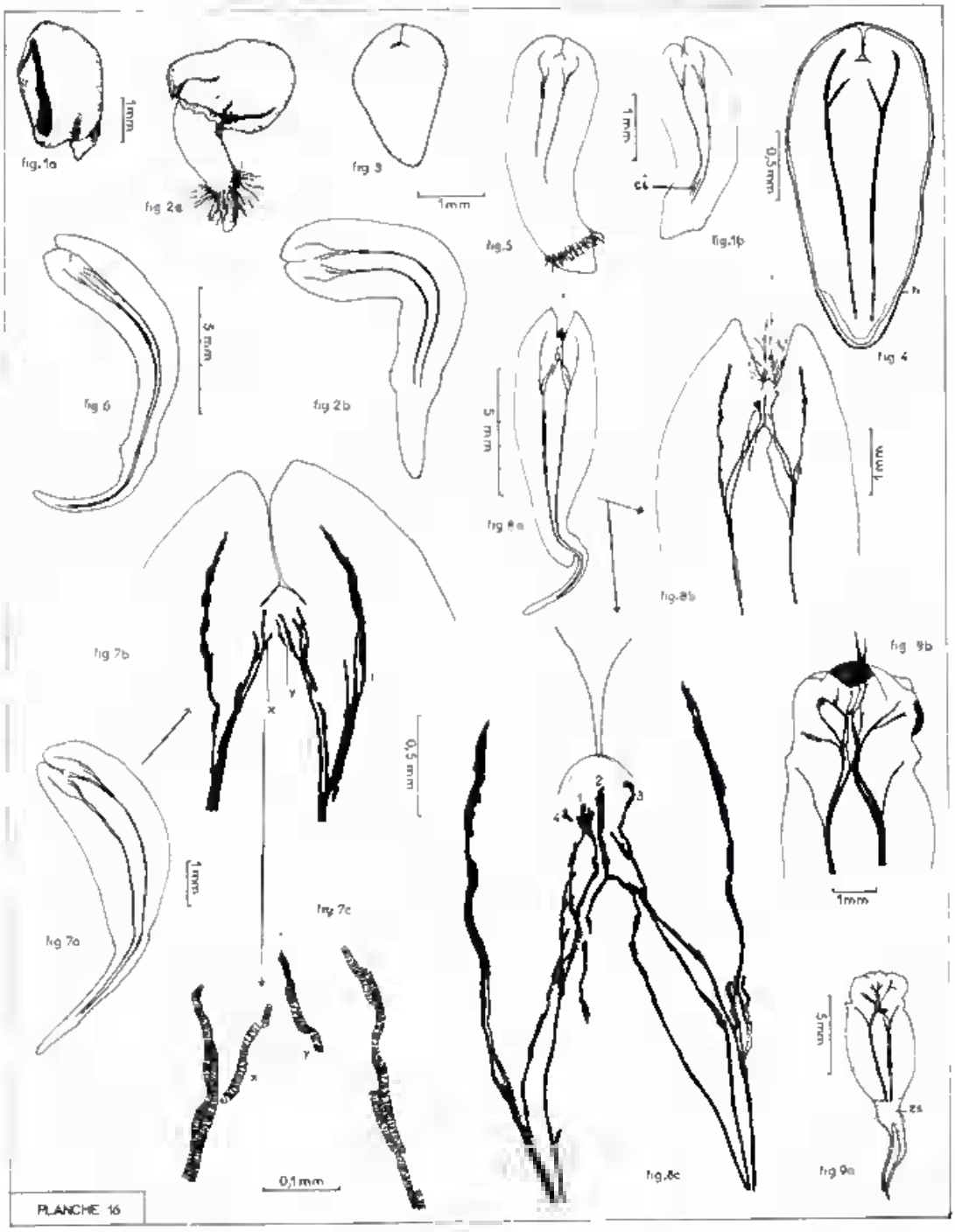
MORPHOLOGIE

a) LA GRAINE. — Les graines ont environ 2 mm de long sur 1 mm de large; elles sont asymétriques, présentant une face bombée et une face plane dans laquelle le tégument externe se replie vers l'intérieur, dans une vaste cavité comprenant le hile très agrandi et le micropyle. Le tégument externe est lisse, légèrement verruqueux vers le hile, brillant, résistant, de couleur brun-rouge, plus sombre chez *A. myriostigma*.

L'embryon est pratiquement droit, asymétrique comme la graine; l'hypocotyle est volumineux, les cotylédons minuscules.

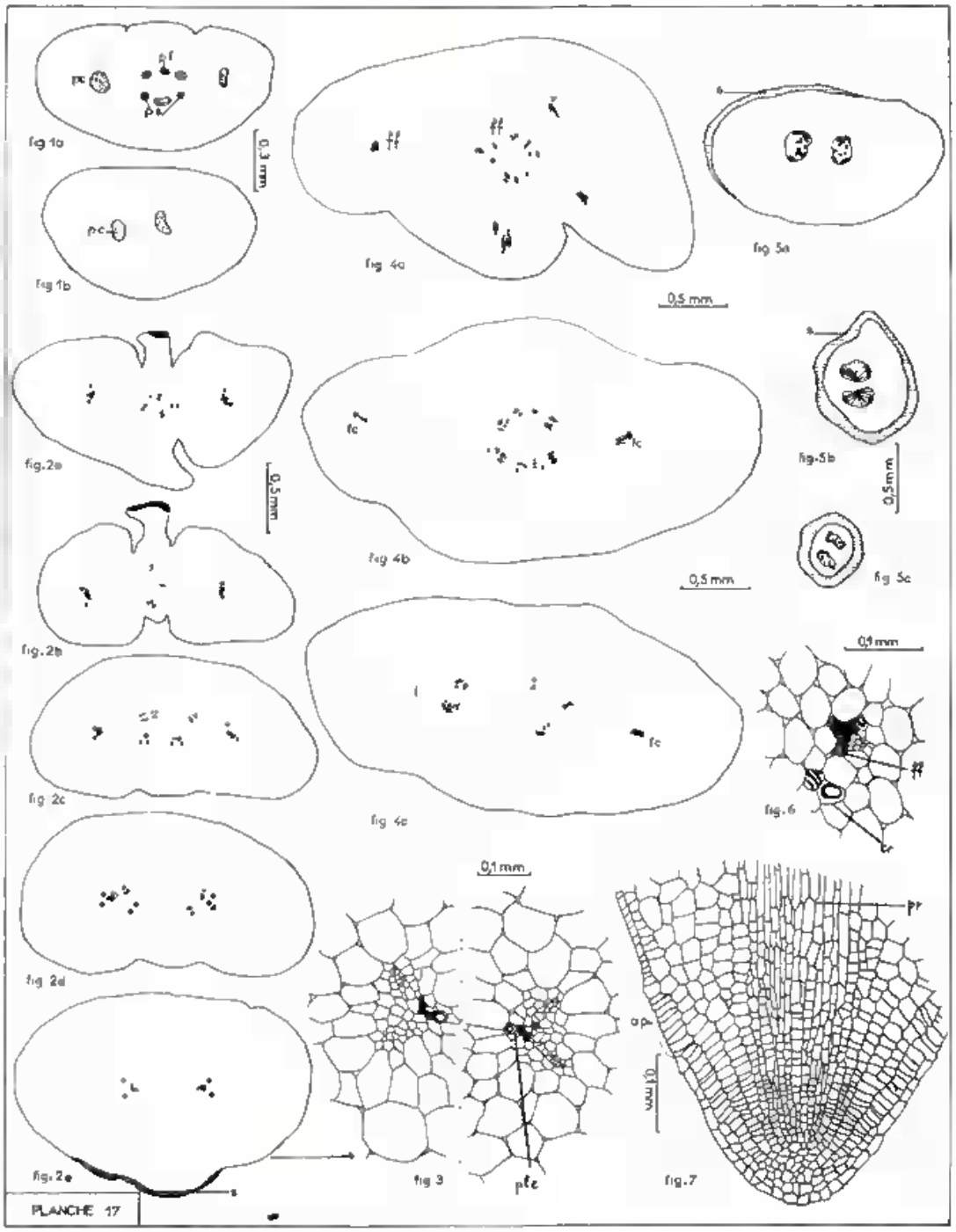
b) LA PLANTULE. — Quelques jours après le semis, le tégument externe se fend sur la face bombée; à la base de la radicule, on distingue un bourrelet sur lequel se développe l'assise pilifère. La plantule est très asymétrique, présentant une face plane, terminée par deux petites protubérances pointues et une face bombée dans laquelle se perd la base des cotylédons. L'hypocotyle croît, atteint 6 à 10 mm. Entre les cotylédons apparaissent les premiers mamelons et leurs aréoles formées de poils et

Source : MNHN, Paris



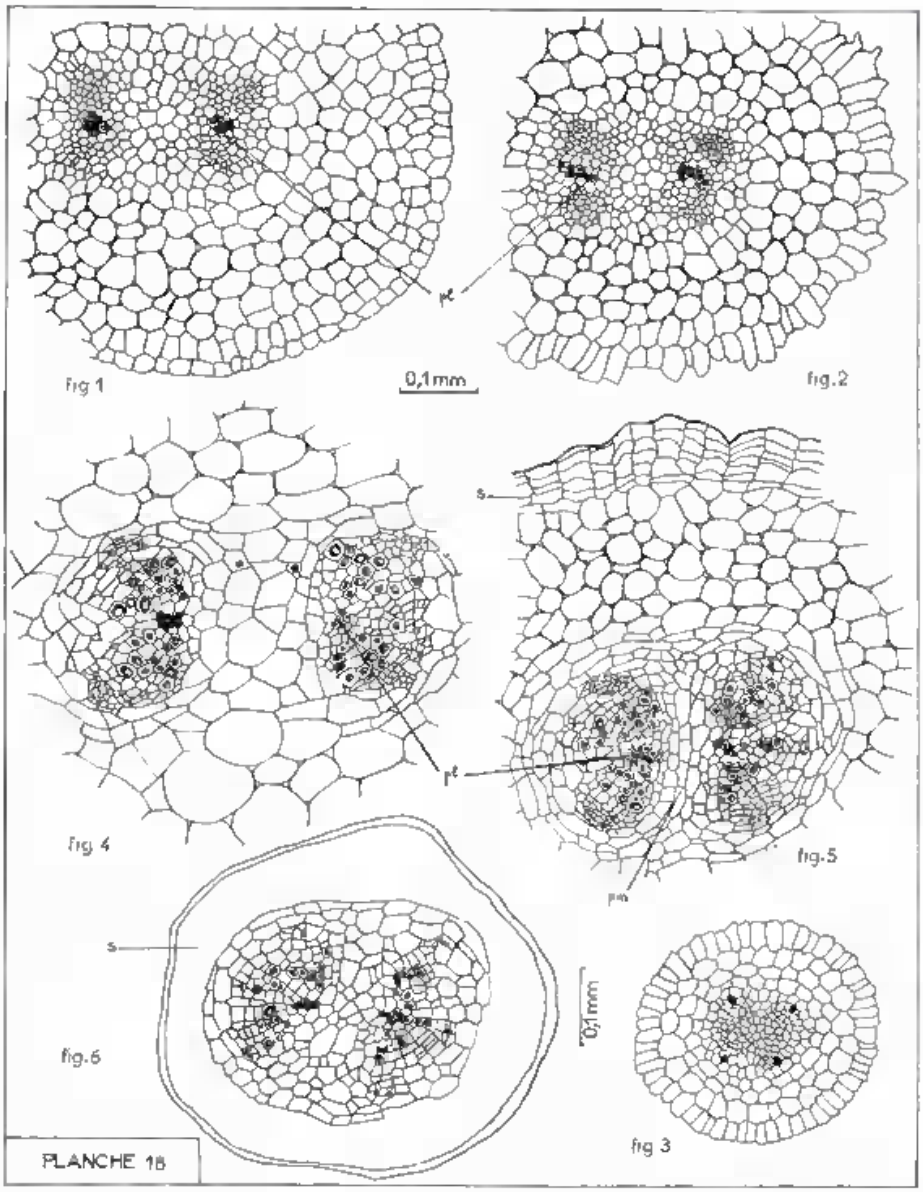
Pl. 16. — *Astrophytum ornatum* (DC.) Webb. : **1**, graine; **2**, **a**-germination, **b**-différenciation des cordons cotylédonaires; **3**, embryon; **4**, procambium embryonnaire; **5** et **6**, évolution des cordons cotylédonaires; **7**, **a**-apparition des faisceaux foliaires, **b**-détail des faisceaux au sommet de la plantule, **c**-détail des trachéides epicotylaires; **8**, **a** et **b**-apparition des mamelons, **c**-détail des faisceaux cotylédonaires et foliaires (1, 2, 3, 4 = ordre d'apparition des faisceaux foliaires); **9**, **a**-formation de nombreux mamelons (zs = zone subérifiée), **b**-détail.

Source : MNHN, Paris



Pl. 17. — *Astrophylum ornatum* (DC.) Webb. : *Stade très jeune :* **1**, **a**-niveau des cotylédons, **b**-hypocotyle. — *Stade avec deux mamelons :* **2**, **a** et **b**-niveau des cotylédons, **c**-sommet de l'hypocotyle, **d**-hypocotyle, **e**-base de l'hypocotyle; **3**, détail de **2e**. — *Stade avec épicotyle développé :* **4**, **a**-épicotyle, **b**-niveau des cotylédons, **c**-sommet de l'hypocotyle; **5**, **a** et **b**-partie inférieure de l'hypocotyle; **c**-racine; **6**, détail de la vascularisation d'un mamelon; **7**, coupe longitudinale de la racine.

Source : MNHN, Paris



Pl. 18. — *Astrophytum ornatum* (DC.) Webb. — *Stade avec deux cotylédons :* **1**, hypocotyle; **2**, racine; **3**, racine près de la coiffe. — *Stade avec l'épicotyle développé :* **4** et **5**, partie inférieure de l'hypocotyle; **6**, racine.

de deux aiguillons chez *A. ornatum*, de poils seulement chez *A. myriostigma*. Puis les deux cotylédons s'épanouissent, forment un plateau au-dessus duquel se trouvent les mamelons tétraèdriques, pressés les uns contre les autres; sur leur face interne se trouve l'aréole. Des touffes de poils enchevêtrés se développent en plus sur les mamelons.

La racine principale est importante et se subérise rapidement. La coiffe est développée, formée de six ou sept assises de cellules. Une coupe longitudinale montre la zone de l'anneau pilifère, s'étendant sur 0,1 mm, formée de grandes cellules (25 μ de large sur 12,5 μ de long).

Source : MNHN, Paris

ANATOMIE ET TRACHÉOGÉNÈSE

a) L'embryon. — Il est constitué d'un parenchyme indifférencié, bourré de globules lipidiques. Le procambium des cordons cotylédonaires et des premiers cordons foliaires est individualisé. De plus, les cordons foliaires sont flanqués chacun de deux autres cordons surnuméraires.

b) La radicule et son anneau pilifère se développent. — Les premières trachéides apparaissent dans le haut de l'hypocotyle, à la base des cotylédons. La différenciation gagne ensuite la partie inférieure de l'hypocotyle, contribuant à la formation des deux cordons cotylédonaires. Presque simultanément, se différencient 4 cordons venant du système apical. Des cordons intercotylédonaires peuvent se développer à la base de l'hypocotyle chez *A. ornatum*.

Les deux faisceaux libéro-ligneux sont composés chacun d'un pôle ligneux de protoxylème à éléments de diamètre très petit, flanqués de deux massifs de phloème. Cette structure se retrouve dans toute la plantule. Le parenchyme est indifférencié, à méats. L'épiderme est papilleux, sans cuticule nette.

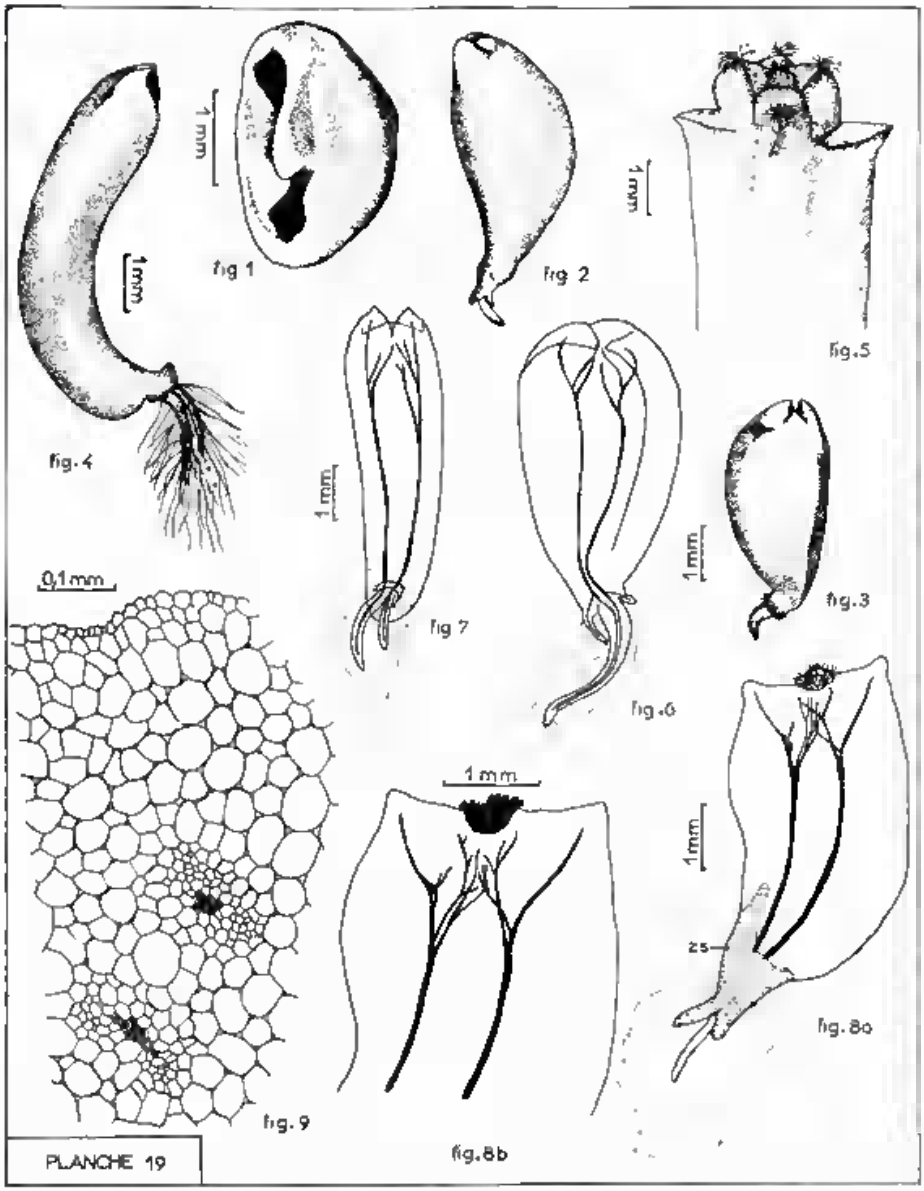
c) La plantule est dégagée. — Les cordons cotylédonaires se prolongent jusqu'à la zone de formation de l'assise pilifère. Ils se sont épaissis par la différenciation de trachéides. Les cordons surnuméraires se développent et cheminent dans l'hypocotyle, constitués de trachéides spiralées ou annelées, courtes (30 à 40 μ de long). Sous l'apex, de nouveaux éléments d'origine foliaire, se différencient. Ils sont formés de trois ou quatre trachéides courtes, spiralées, à partir desquelles la différenciation progresse dans les deux sens. On remarque que la vascularisation d'un cordon cotylédonaire et celle des cordons s'y rattachant est toujours en avance sur celle de l'autre cordon.

Les faisceaux libéro-ligneux foliaires et surnuméraires sont très petits, formés de quelques trachéides et de structure superposée. Les faisceaux cotylédonaires présentent la même structure que précédemment : un pôle ligneux encadré de deux massifs de phloème.

d) Les premiers mamelons apparaissent. — Les cordons cotylédonaires se sont épaissis, en particulier dans les cotylédons où ils forment des amas sub-terminaux de trachéides courtes et trapues. Les cordons foliaires s'ébauchent par la différenciation de trachéides en deux points dans le mamelon et au sommet de l'hypocotyle, A partir de ces points, se forme un cordon continu de trachéides rejoignant celui du cotylédon. Ce cordon s'épaissit ensuite dans le mamelon où il se présente comme un amas, d'abord allongé, puis en forme d'éventail. Les quatre cordons surnuméraires, de part et d'autre des cordons foliaires, se mêlent plus ou moins à eux. Toutes ces trachéides sont spiralées. Plus tard, les cordons cotylédonaires s'épaississent fortement dans l'hypocotyle dont la base se subérifie.

Les faisceaux foliaires sont très petits, formés de cinq à six trachéides

Source : MNHN, Paris



Pl. 19. — *Astrophylum myriostigma* Lem. : **1**, graine; **2**, **3** et **4**, développement de la plantule; **5**, formation de l'épicotyle; **6**, différenciation des cordons cotylédonaires et stipulaires; **7**, *idem*; **8**, a-apparition des premiers mamelons, détail; **9**, hypocotyle au stade à deux cotylédons épanouis.

superposées au phloème. Les faisceaux foliaires et surnuméraires se rapprochent des faisceaux cotylédonaires. Dans l'hypocotyle, on retrouve deux massifs libéro-ligneux symétriques dans le plan cotylédonaire, constitués de protoxylème centripète de très petit diamètre, de métaxylème intermédiaire et superposé abondant. Un cambium libéro-ligneux donne deux demi-cercles ininterrompus de xylème secondaire. Le phloème primaire forme deux massifs de chaque côté des pôles ligneux. Le phloème secondaire est peu développé. A la base de l'hypocotyle, la même structure se retrouve, mais les massifs libéro-ligneux, plus proches, sont

Source : MNHN, Paris

séparés par trois assises de cellules allongées qui semblent diverger pour entourer chaque massif. Cette structure se retrouve dans la racine, mais le parenchyme médullaire est moins organisé. Le parenchyme cortical est toujours à méats. La cuticule reste mince. A la base de l'hypocotyle et dans la racine, le suber est épais, le parenchyme cortical réduit. (Pl. 18, fig. 5.)

V. **MAMILLARIA** Haw.

Espèces étudiées : **M. tetracantha** Salm-Dyck (Pl. 20 et 21), **M. elongata** DC. (Pl. 22, fig. 1-6) et **M. camptotricha** Dams (Pl. 22, fig. 7-10).

MORPHOLOGIE

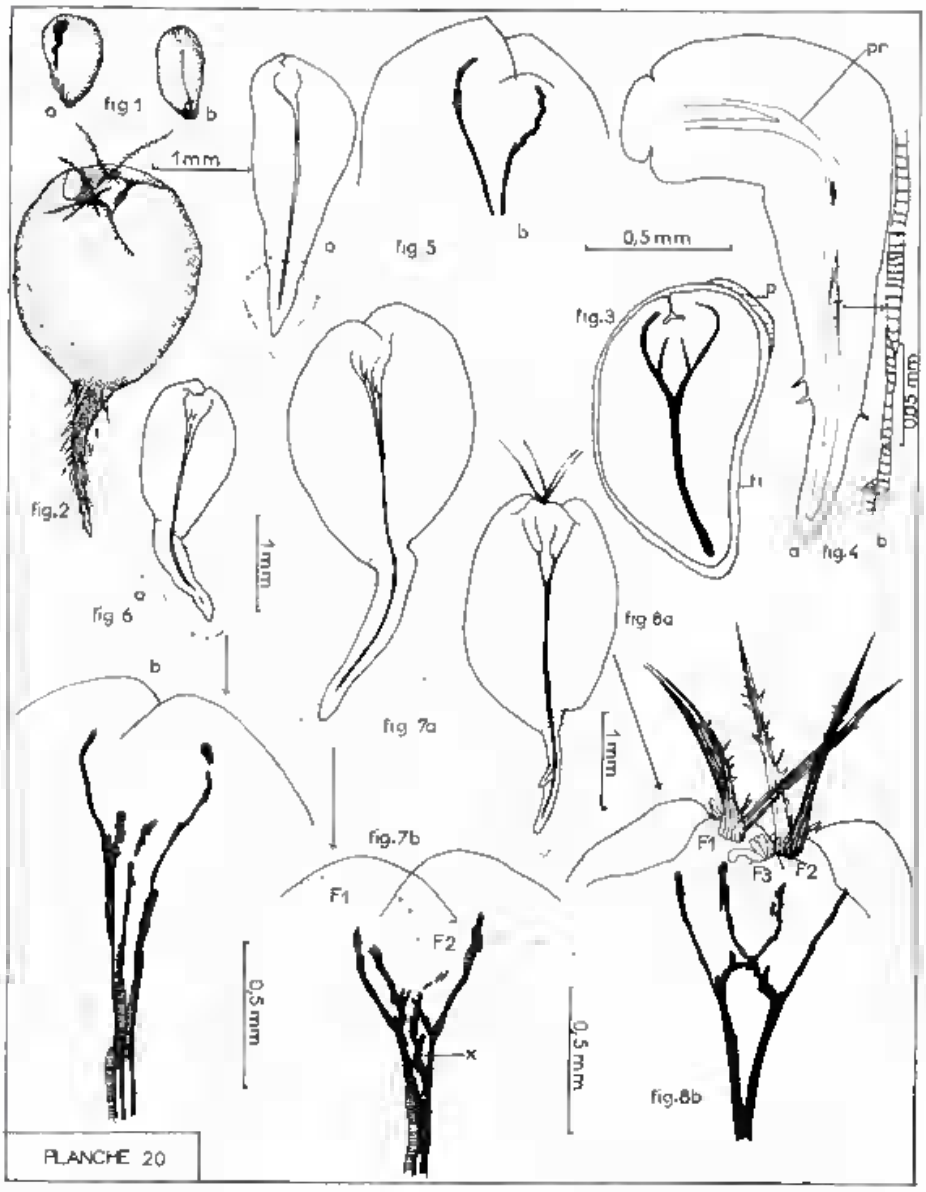
a) La graine. — Les graines sont ovoïdes, petites (1 mm sur 0,5). Dans la région la plus effilée, se trouve une cavité logeant le hile et le micropyle, sauf chez *M. camptotricha* où le micropyle est distinct du hile. Le tégument externe est clair, peu résistant, d'aspect plissé chez *M. tetracantha*, ou présentant de petites dépressions dues aux épaississements inégaux des parois cellulaires ailleurs.

L'embryon, pratiquement droit, est asymétrique. L'hypocotyle est très volumineux par rapport aux cotylédons presque inexistants. Le périsperme, réduit, est logé sous les cotylédons.

b) La plantule au cours de son développement. — Quelques jours après le semis, le tégument externe se fend dans la région du hile; la radicule apparaît, présentant à sa partie basale un bourrelet sur lequel se développera l'assise pilifère. L'hypocotyle est globuleux (2,5 mm de haut sur 2 de large) chez *M. tetracantha*, plus allongé ailleurs (7 mm de haut sur 3 de large). Les cotylédons sont inégaux, réduits à deux petites boursouflures, intimement soudés à l'hypocotyle et recouvrant l'apex. Les cotylédons s'écartent et entre eux apparaissent les deux premiers mamelons et, à leur face interne, l'aréole formée de poils et de 5 aiguillons barbelés chez *M. tetracantha*, d'aiguillons plus nombreux et ramifiés chez *M. elongata*. Les premières aréoles ne contiennent que des poils, puis les aiguillons apparaissent, d'abord simples, ramifiés ensuite (Pl. 22, fig. 3).

La racine principale est peu développée et se subérise tôt; les racines secondaires sont rares. La coiffe est réduite, formée de trois ou quatre assises de cellules. Au-dessus de la coiffe, une zone formée de six à sept grandes cellules, s'étendant environ sur 100 μ, donnera naissance à l'anneau pilifère.

Source : MNHN, Paris



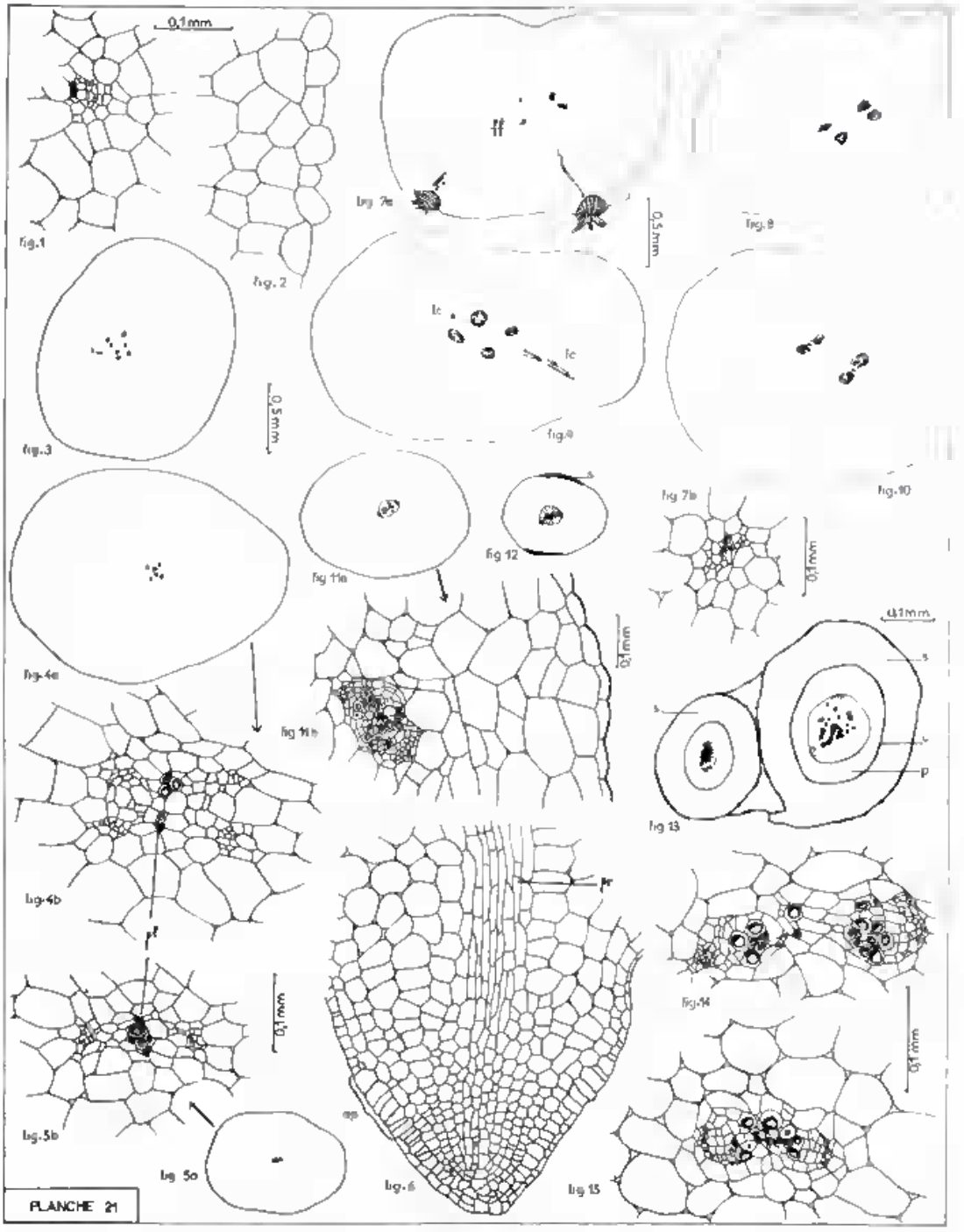
Pl. 20. — *Mamillaria tetracantha* Sm. : **1**, **a** et **b**-graine; **2**, plantule; **3**, procambium de l'embryon; **4**, **a**-différenciation des premières trachéides, **b**-détail; **6**, **a**-différenciation des cordons foliaires, **b**-détail; **7**, stade ultérieur; **8**, apparition des premiers mamelons, **b**-détail des faisceaux du sommet de l'hypocotyle.

ANATOMIE ET TRACHÉOGÉNÈSE

a) L'EMBRYON. — Il est constitué d'un parenchyme indifférencié, bourré de réserves lipidiques. Le procambium des cordons cotylédonaires et des deux premiers cordons foliaires est individualisé.

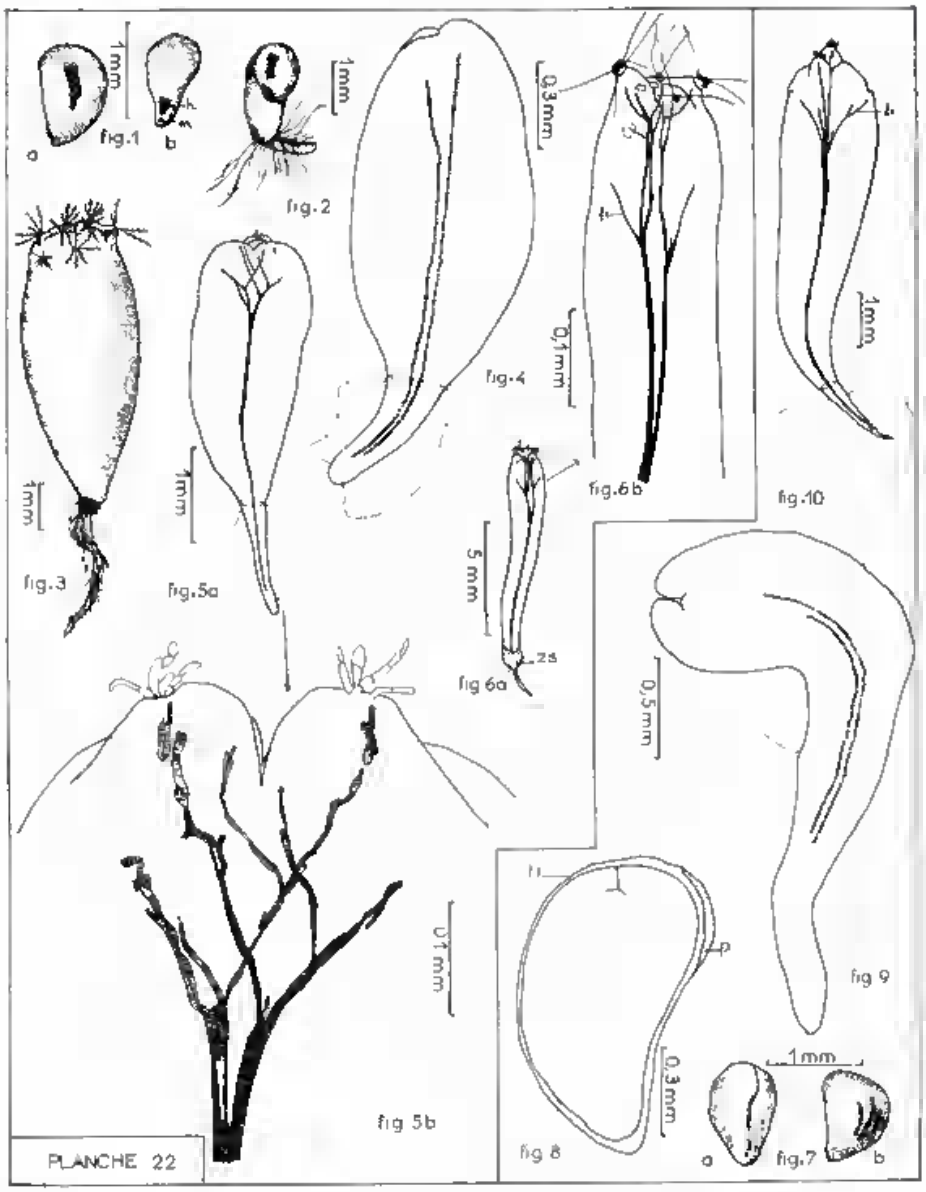
b) LA RADICULE ET SON ANNEAU PILIFÈRE SE DÉVELOPPENT. — Les premières trachéides se différencient dans le centre et le haut de l'hypocotyle. Elles sont annelées, très longues. Puis de nouveaux éléments

Source : MNHN, Paris



Pl. 21. — *Mamillaria tetracantha* Sm. : *Stade avec les deux cotylédons épanouis* : **1**, vascularisation d'un cotylédon; **2**, détail de l'épiderme; **3**, haut de l'hypocotyle; **4**, **a**-hypocotyle, **b**-détail; **5**, **a**-base de l'hypocotyle, **b**-détail; **6**, coupe longitudinale de la racine; — *Stade avec épicotyle développé* : **7**, **a**-épicotyle, **b**-détail; **8**, base de l'épicotyle; **9**, niveau des cotylédons; **10**, haut de l'hypocotyle; **11**, **a**-hypocotyle, **b**-détail; **12**, base de l'hypocotyle; **13**, racine. — *Mamillaria elongata* DC. : **14**, hypocotyle; **15**, bas de l'hypocotyle (stade à épicotyle développé).

Source : MNHN, Paris



Pl. 22. — *Mamillaria elongata* DC. : **1**, **a** et **b**-graine; **2**, plantule; **3**, plantule âgée; **4**, différenciation de deux cordons cotylédonaires; **5**, **a**-vascularisation des premiers mamelons, **b**-détail; **6**, **a**-plantule plus âgée, **b**-detail. — *Mamillaria camptotricha* Dams : **7**, **a** et **b**-graines; **8**, embryon; **9**, différenciation des cordons cotylédonaires; **10**, formation des faisceaux foliaires.

apparaissent de part et d'autre, donnant naissance à deux cordons cotylédonaires parcourant la plantule jusqu'à la zone de différenciation de l'assise pilifère. Les trachéides sont nombreuses, courtes, annelées dans les cotylédons, plus longues dans l'hypocotyle. Les cordons cotylédonaires s'épaississent par la différenciation de nouvelles trachéides. Les trachéides foliaires, annelées, avec un début de spiralisation, apparaissent dans la région sous-apicale.

Dans l'hypocotyle, les deux faisceaux libéro-ligneux sont constitués chacun d'un pôle de protoxylème encadré de deux massifs de phloème.

Source : MNHN, Paris

Ces massifs se soudent dans le plan intercotylédonaire, à la base de l'hypocotyle et dans la racine, et les pôles ligneux se développent de façon centripète, constituant une bande diamétrale. Dans les cotylédons, les éléments du xylème et du phloème sont superposés. Le parenchyme est à méats, l'épiderme papilleux et la cuticule très mince.

c) Les premiers mamelons se développent. — Les trachéides se différencient à la base du mamelon lors de la formation des poils aréolaires. Puis le faisceau foliaire se développe et rejoint le cordon cotylédonaire. Ces trachéides sont courtes, trapues, annelées, parfois spiralées (Pl. 22, fig. 5).

Les faisceaux foliaires sont très petits, de structure superposée. Dans le haut de l'hypocotyle, les faisceaux forment deux massifs symétriques dans le plan cotylédonaire, constitués chacun d'un pôle ligneux de protoxylème de très petit diamètre et de deux ailes de métaxylème superposé au phloème. Plus bas, les pôles ligneux disparaissent au milieu des éléments de grand diamètre du métaxylème intermédiaire. Dans la racine, le parenchyme médullaire est absent. A la base de l'hypocotyle, un cambium subéro-phellodermique donne un suber qui devient très épais et plus profond dans la racine. Le parenchyme est à méats, la cuticule reste mince.

VI. CORYPHANTHA Lem.

Espèces étudiées : **C. erecta** Lem. et **C. cornifera** Lem. (Pl. 23 et 24).

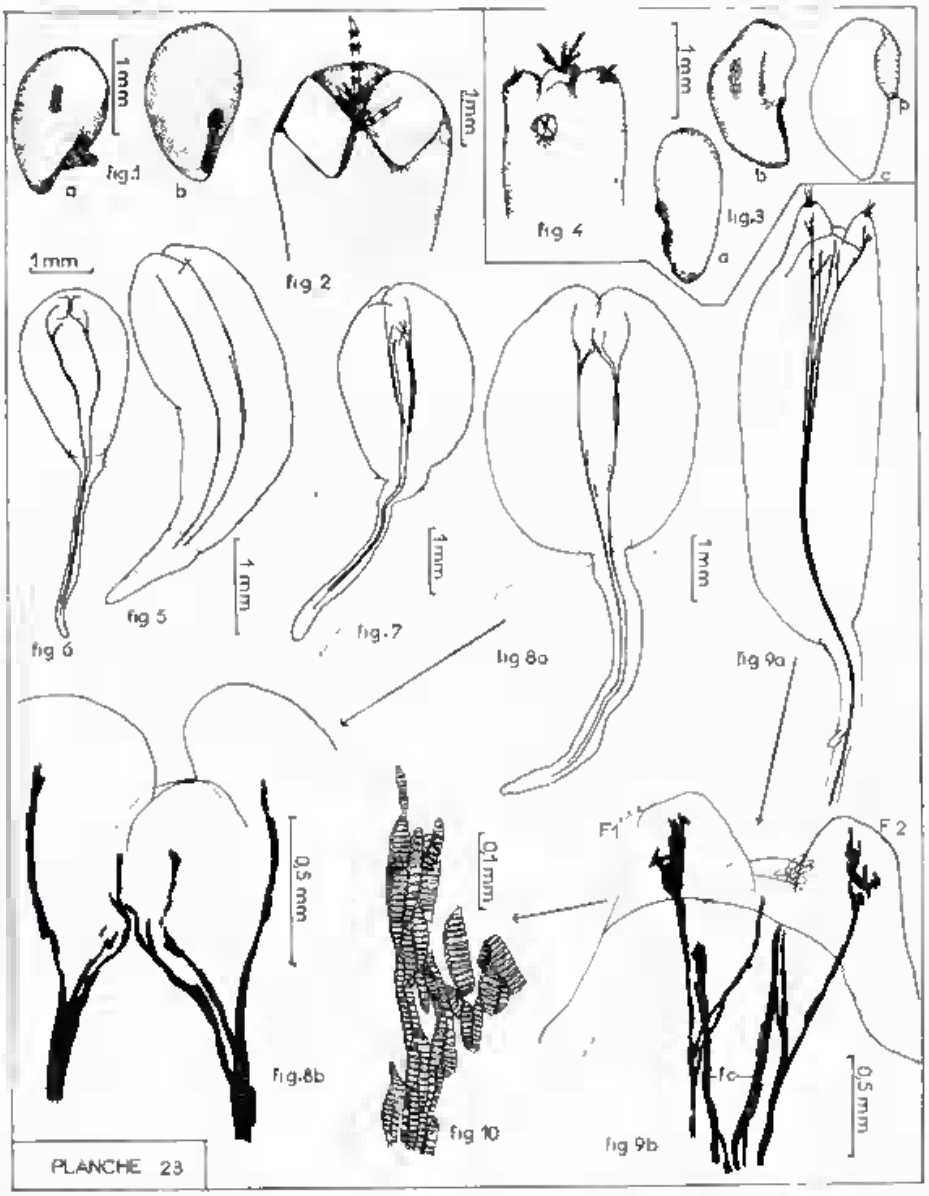
MORPHOLOGIE

a) La graine. — Les graines sont ovoïdes (1,7 mm de long sur 0,7 de large). Le hile est allongé, incluant le micropyle chez *C. erecta*, caché plus ou moins par un reste du funicule. Le tégument externe est clair, brun-rouge, lisse, peu résistant. Les cloisons cellulaires sont épaissies, formant un réseau très fin. Le tégument interne est membraneux.

L'embryon est pratiquement droit, asymétrique. L'hypocotyle est volumineux, les cotylédons à peine visibles. Le périsperme est abondant, logé contre les cotylédons et l'hypocotyle.

b) La plantule au cours de son développement. — Une semaine environ après le semis, le tégument externe se fend dans la région du hile. La radicule montre à sa base un bourrelet qui donnera naissance à l'assise pilifère. Les cotylédons inégaux sont déportés sur un côté et forment deux boursouflures à la surface de l'hypocotyle globuleux (5 mm de haut sur 4 de large). Ce dernier s'allonge avec l'apparition des mamelons entre les deux cotylédons écartés. Les aréoles sont formées de soies nombreuses et d'aiguillons à ornementations sériées au nombre de quatre chez *C. erecta*, ramifiés chez *C. cornifera*, chez lequel les ornementations apparaissent progressivement. Chez *C. cornifera* il est fréquent de constater une atrophie du sommet de la plantule et particulièrement des

Source : MNHN, Paris

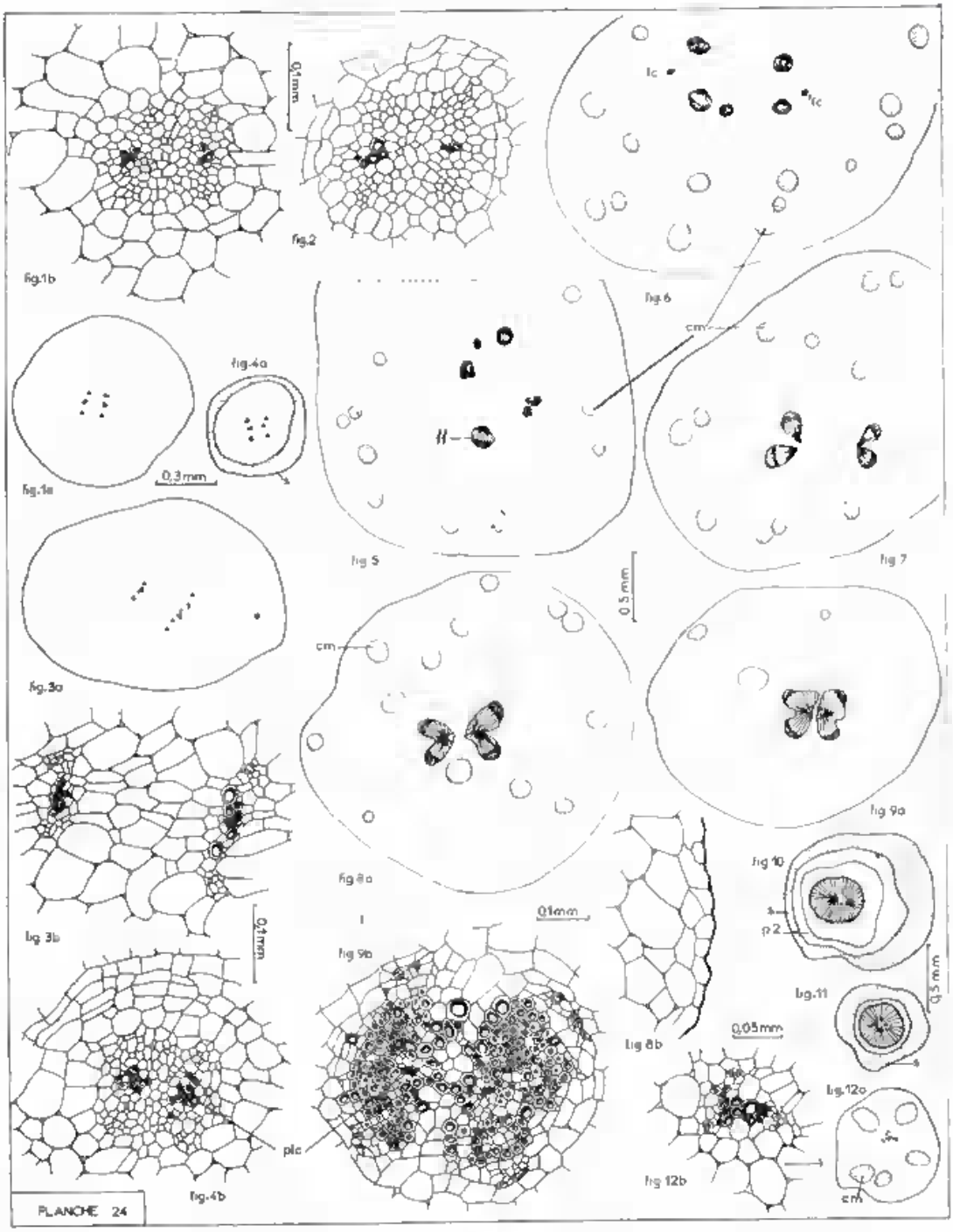


Pl. 23. — *Coryphantha erecta* Lem. : **1**, **a** et **b**- graine ; **2**, apparition des deux premiers mamelons: **5**, différenciation de deux cordons cotylédonaires: **6**, apparition des trachéides foliaires; **8**, **a**-apparition des premiers mamelons, **b**-détail; **9**, **a**-vascularisation d'une plantule plus âgée, **b**-détail (F_1 et F_2 = les premières feuilles); **10**, détail des trachéides de F_2. — *Coryphantha cornifera* Lem. : **3**, **a** et **b**-graines, **c**-embryon; **4**, plantule âgée; **7**, différenciation des cordons cotylédonaires et des trachéides foliaires.

cotylédons par la compression des téguments. La base de l'hypocotyle se renfle alors considérablement.

La racine principale, peu importante se subérise rapidement. Les racines secondaires sont peu développées. La coiffe est formée de sept à huit assises de cellules.

Source : MNHN, Paris



Pl. 24. — *Coryphantha erecta* Lem. : *Stade avec les deux cotylédons épanouis :* **1**, **a**-hypocotyle, **b**-détail; **2**, racine. — *Stade avec deux mamelons :* **3**, **a**-hypocotyle, **b**-détail; **4**, **a**-racine, **b**-détail des faisceaux vasculaires. — *Stade avec épicotyle développé :* **5**, épicotyle (ff = faisceaux foliaires); **6**, niveau des cotylédons (fc = faisceaux cotylédonaires); **7**, haut de l'hypocotyle; **8**, **a**-hyporotyle, **b**-détail; **9**, **a**-partie inférieure de l'hypocotyle, **b**-détail; **10**, base de l'hypocotyle; **11**, racine; **12**, **a**-mamelon, **b**-détail.

Source : MNHN, Paris

ANATOMIE ET TRACHÉOGÉNÈSE

a) L'EMBRYON. — Il est constitué d'un parenchyme indifférencié, bourré de réserves lipidiques. Le procambium des cordons cotylédonaires et des premiers cordons foliaires est individualisé.

b) LA RADICULE ET SON ANNEAU PILIFÈRE SE DÉVELOPPENT. — La vascularisation apparaît. Deux cordons de trachéides annelées ou spiralées, très longues dans l'hypocotyle, parcourent toute la plantule, depuis les cotylédons jusqu'à la zone de différenciation de l'assise pilifère. Ces cordons cotylédonaires s'épaississent ensuite. Sous l'apex, les premières trachéides foliaires se différencient.

Dans toute la plantule, se retrouvent les deux massifs cribro-vasculaires, symétriques dans les plans cotylédonaires et constitués chacun d'un pôle ligneux de trois ou quatre trachéides, flanqué de deux petits massifs de phloème. Le parenchyme est formé de grandes cellules arrondies, plus isodiamétriques au centre; la cuticule est très mince.

c) LES PREMIERS MAMELONS APPARAISSENT. — Les trachéides se différencient d'une part dans le mamelon, d'autre part dans le haut de l'hypocotyle (Pl. 23, fig. 8). Leur jonction forme un cordon vasculaire foliaire, rejoignant un cordon cotylédonaire. Puis ce cordon s'épaissit et forme, dans le mamelon, des amas importants de trachéides de grand diamètre et spiralées. Les cordons cotylédonaires sont très épaissis et se terminent dans le parenchyme cortical, les cotylédons ayant disparu dans la masse de l'hypocotyle.

Dans toute la plantule, les deux massifs libéro-ligneux sont constitués d'un pôle de protoxylème de petit diamètre et de deux ailes de métaxylèmes intermédiaire et superposé. Chaque pôle ligneux est flanqué de deux massifs de phloème. Le parenchyme cortical est formé de grandes cellules arrondies, laissant entre elles des méats. Quelques petits oursins d'oxalate de calcium y sont disséminés. La cuticule est mince. A la base de l'hypocotyle, un cambium subéro-phellodermique se forme dans le parenchyme cortical.

Lorsque de nombreux mamelons se sont développés, les structures secondaires se forment. Les faisceaux foliaires sont très développés, de structure superposée, avec des éléments secondaires. Chez *C. erecta*, chaque mamelon est formé d'un parenchyme à grandes cellules dont certaines sont d'énormes cellules à mucilage. L'épiderme est papilleux cutinisé. Le faisceau vasculaire est constitué de trois pôles ligneux avec phloème superposé, reliés par du métaxylème de grand diamètre. Dans l'hypocotyle, les deux massifs libéro-ligneux montrent un métaxylème primaire et surtout secondaire très développé, entourant les éléments de petit diamètre du protoxylème. Le parenchyme contient des cellules à mucilage nombreuses. La cuticule est épaisse. A la base de l'hypocotyle et dans la racine, le suber devient très épais, le parenchyme médullaire se lignifie.

Source : MNHN, Paris

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

Les résultats obtenus ont été classés en deux grands groupes : ceux intéressant la morphologie, ceux intéressant l'anatomie et la trachéogénèse.

I. RÉSULTATS MORPHOLOGIQUES

a) Morphologie des plantules. — Elles sont toutes succulentes. Cependant, il faut distinguer le genre *Opuntia* des autres genres étudiés : l'hypocotyle y est plus élancé, peu succulent; les cotylédons sont charnus et foliacés. Dans les autres genres, l'hypocotyle devient globuleux, les cotylédons sont réduits. Nous pouvons consigner dans un tableau les caractéristiques des cotylédons et de l'hypocotyle dans les genres étudiés comme suit :

Genres	Hypocotyle	Cotylédons
Opuntia	long, cylindrique, non succulent	foliacés, charnus
Cereus	élancé, peu succulent	succulents, pointus
Astrophytum *Echinocactus*	globuleux, succulent	succulents, réduits, pointus
Mamillaria *Coryphantha*	très globuleux succulent	succulents, minuscules, arrondis

Les cotylédons sont très souvent inégaux. Leur réduction n'est qu'une expression de la régression générale des organes foliaires. Ils sont encore très nets chez les *Opuntia*, insignifiants chez les *Cereus*, inexistants dans les autres genres étudiés, où ils se fondent dans la masse de l'hypocotyle.

Les premières feuilles, ou mamelons, apparaissent toujours en position alterne décussée par rapport aux cotylédons. Les premières aréoles formées sont toujours très simples, constituées de quelques poils. Les aiguillons se développent dans les aréoles suivantes. Ils sont souvent ornementés, ramifiés, et le degré de ramification, caractéristique de la plante adulte, est atteint dans la troisième ou quatrième aréole.

Source : MNHN, Paris

b) Morphologie de la graine. — Les graines sont en général de forme ovoïde, présentant à leur partie effilée une dépression logeant le hile. Elles sont toujours petites, 1 mm chez les *Mamillaria*, 3 à 4 mm chez les *Cereus*, *Astrophytum*, *Echinocactus*. Les graines du genre *Opuntia* diffèrent cependant de celles des autres genres par leur taille (pouvant atteindre 7 mm chez *Opuntia robusta*), leur forme lenticulaire, la présence d'un arille très dur recouvrant toute la graine et celle d'un funicule lignifié l'entourant.

Le tégument externe est tendre dans les genres *Coryphantha* et *Mamillaria*, plus résistant dans les autres genres. Il présente des ornementations dues, d'une part à la taille des cellules qui augmente depuis le hile jusqu'à l'extrémité de la graine, d'autre part aux épaississements des parois cellulaires, qui peuvent être réguliers, donnant naissance à un réseau fin *(Coryphantha)* ou non. Ils peuvent être plus importants et laisser une dépression au centre de la cellule *(Cereus candicans, Mamillaria)*. Ils peuvent former des protubérances de taille et de disposition régulières *(Cereus senilis, Cereus jamacaru)* ou irrégulières *(Cereus peruvianus)*. Ces ornementations peuvent être absentes (genres *Echinocactus*, *Astrophytum*, *Opuntia)*. Le tégument externe peut être brillant ou mat, de teinte claire chez les *Coryphantha* et les *Mamillaria*, plus sombre dans les autres genres étudiés.

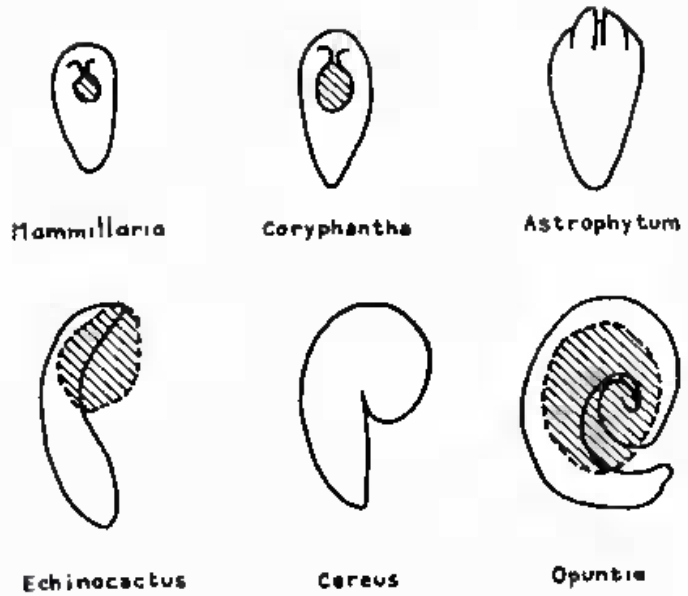


Fig. 1. — Forme de l'embryon, rapport hypocotyle-cotylédons et position du périsperme dans les genres étudiés.

Le hile est important, en général, par suite du développement du funicule à la jonction avec l'ovule. Il est enfoncé dans le tégument externe, formant une coupe dans laquelle subsistent des restes du funicule desséché. Cette coupe peut être aussi large que la graine dans le genre *Astrophytum*. Le micropyle est inclus dans cette coupe dans les genres *Astro-*

Source : MNHN, Paris

phylum, *Cereus* et *Coryphantha*, ou situé en dessous dans les genres *Echinocactus*, *Mamillaria*. Le hile est latéral ou sub-terminal.

Le périsperme, de nature amylacée, dû au développement du nucelle, est intimement lié au tégument interne. Il est très abondant et recouvre l'embryon chez les *Opuntia;* il est logé sous les cotylédons qu'il recouvre plus ou moins dans le genre *Echinocactus;* il est réduit dans les genres *Coryphantha* et *Mamillaria*. Il est inexistant dans les genres *Cereus* et *Astrophytum*. L'importance du périsperme semble liée à la succulence de l'embryon. Dans le genre *Opuntia* où l'embryon n'est pas succulent, les cotylédons foliacés, le périsperme est abondant; de même dans le genre *Echinocactus* chez lequel les cotylédons sont réduits (Fig. 1). L'hypocotyle devenant plus volumineux chez les *Coryphantha* et *Mamillaria*, le périsperme parallèlement s'amoindrit. Dans les genres *Cereus* et *Astrophytum*, l'hypocotyle est très volumineux, le périsperme inexistant.

L'embryon est toujours plus ou moins courbe. Ceci est net dans le genre *Opuntia* où les cotylédons foliacés sont enroulés, et dans le genre *Cereus*.

Que ce soit la présence d'un périsperme, la position hile-micropyle, la structure du tégument externe, le strophiole qui peut être très développé et que nous avons mentionné chez *Coryphantha cornifera*, toutes ces particularités ont un intérêt systématique. Buxbaum les considère comme très importantes pour délimiter certains genres douteux, trouver des termes de passage et établir une phylogénie.

2. RÉSULTATS ANATOMIQUES

a) L'épiderme. — Il est souvent papilleux. La cuticule apparaît tardivement sur la plantule et reste mince. Cependant elle est épaisse sur les cotylédons des *Cereus*. Elle est très développée sur les mamelons.

b) Le parenchyme cortical. — Il est peu différencié, formé de grandes cellules arrondies, avec des méats. Dans les *Opuntia* et chez *Coryphantha erecta*, des cellules à mucilage existent dans l'épicotyle. Chez *Cereus peruvianus*, on y trouve de nombreux grains d'amidon. Enfin les cristaux d'oxalate de calcium sont fréquents dans les genres *Opuntia*, *Cereus*, *Echinocactus*, tant dans l'épicotyle que dans l'hypocotyle et même dans la racine.

c) Le parenchyme médullaire. — Il est indifférencié, réduit à la base de l'hypocotyle et dans la racine par suite du rapprochement des faisceaux libéro-ligneux. Il peut se lignifier dans la racine; la lignification est progressive et centripète. Dans le genre *Opuntia*, à la base de l'hypocotyle, des fibres de grand diamètre se différencient. Chez *Astrophytum ornatum* et *Cereus peruvianus*, ce parenchyme, à la base de l'hypocotyle, est formé d'une assise de quatre à cinq cellules allongées dans le plan intercotylédonaire, séparant les deux faisceaux libéro-ligneux. Une structure semblable a été mentionnée chez les Ombellifères (genre *Echinophora*) par Mme Cerceau-Larrival. Chauveaud l'avait déjà mentionnée chez une Ombellifère indéterminée. Elle a été inter-

Source : MNHN, Paris

prêtée par ces deux auteurs comme la preuve de l'individualisation très poussée des deux convergents [1].

d) Les formations secondaires de l'hypocotyle. — Très tôt, un cambium subéro-phellodermique se développe à la partie inférieure de l'hypocotyle et dans la racine. Ce cambium naît sous l'épiderme dans l'hypocotyle et devient plus profonde dans la racine, isolant le parenchyme primaire et l'assise pilifère qui se desquament. Un cambium libéro-ligneux apparaît avec le développement de l'épicotyle. Le xylème secondaire est très développé et peut former un anneau continu à la base de l'hypocotyle et dans la racine. Sous les aréoles, un suber épais se développe.

e) Les faisceaux libéro-ligneux.

1. *Dans l'hypocotyle.*

Le procambium est nettement individualisé dans l'embryon. Il forme deux cordons, parcourant la plantule depuis les cotylédons jusqu'à la zone de croissance de la racine, très distincts dans les genres *Cereus*, *Echinocactus*, *Astrophytum*, *Coryphantha*. Dans le genre *Mamillaria*, ils sont plus rapprochés. Dans le genre *Opuntia*, on trouve, en plus, deux cordons procambiaux intercotylédonaires. Le procambium des cordons foliaires est déjà différencié. Dans le genre *Astrophytum*, il existe, en outre, quatre cordons situés deux à deux dans un plan parallèle au plan cotylédonaire, de part et d'autre de chaque cordon foliaire.

Les premiers centres de lignification apparaissent à la base des cotylédons. Une trachéide unique apparaît en un point, puis d'autres se différencient de part et d'autre de ce point. De nouveaux centres de lignification se manifestent ensuite vers la base de l'hypocotyle et dans les cotylédons. Ces trachéides isolées constituent les premiers points de lignification correspondant aux points nodaux initiaux et de relais. La différenciation s'effectue alors dans les deux sens, conduisant à une juxtaposition des éléments basipètes initiaux et basifuges de relai. La différenciation s'effectue alors de la même façon vers les cotylédons et la racine, établissant un système conducteur à travers toute la plantule.

Les premières trachéides différenciées au point nodal sont courtes (50 μ environ de long) et annelées. Celles qui se différencient ensuite vers la base de l'hypocotyle sont plus longues et dans la racine, ce sont des vaisseaux annelés, de très petit diamètre (de l'ordre de 12 μ). De nouvelles trachéides se différencient parallèlement aux premières, annelées, parfois spiralées, contribuant à l'épaississement de l'appareil conducteur. L'ordre d'apparition de ces éléments et leur morphologie semblent prouver l'existence d'un gradient de lignification le long de la plantule. Au stade très jeune, la lignification commence dans des cellules courtes,

1. Le Professeur Tronchet vient de montrer, tout récemment, que les coupes de Chauveaud intéressaient, en réalité, le tube pétiolaire cotylédonaire (*Actes Congrès Soc. Savantes*, Rennes, 1966, sous presse).

Source : MNHN, Paris

petites. Puis simultanément, la plantule croît, c'est-à-dire que les cellules atteignent leur taille maximale. Les trachéides formées sont alors plus longues, moins trapues. Enfin, lorsque la lignification atteint la racine, ce sont de véritables vaisseaux qui apparaissent. Chez les *Mamillaria* étudiés, les trachéides ne se forment que dans la partie supérieure de l'hypocotyle. Au-delà, ce sont des vaisseaux annelés qui se différencient. Des faits semblables existent chez les *Coryphantha* étudiés. La croissance des cellules semble alors plus accélérée que dans les autres genres.

Ces deux cordons vasculaires individualisent deux unités parcourant la plantule depuis les cotylédons jusqu'à la zone de différenciation de l'assise pilifère. Ces cordons s'épaississent ensuite. Dans le genre *Opuntia*, quatre unités ou cordons vasculaires se distinguent.

Au point de vue anatomique, ces cordons vasculaires forment deux types de structure, les structures diarches et les structures tétrarches.

Les plantules à *structure diarche* sont celles des *Cereus*, *Astrophytum*, *Echinocactus*, *Coryphantha*, *Mamillaria* (fig. 2). Dans les plantules jeunes, les faisceaux libéro-ligneux sont formés de deux pôles ligneux cotylédonaires, issus des cotylédons, se retrouvant à tous les niveaux de l'hypocotyle et de la racine, formés de quelques trachéides et flanqués de deux massifs de phloème. Ce protoxylème est plus développé dans la racine. Dans le genre *Mamillaria* et chez *Echinocactus uncinatus*, les massifs de phloème se rejoignent dans la racine, donnant une structure alterne typique, les pôles ligneux pouvant, par ailleurs, se souder en une bande diamétrale.

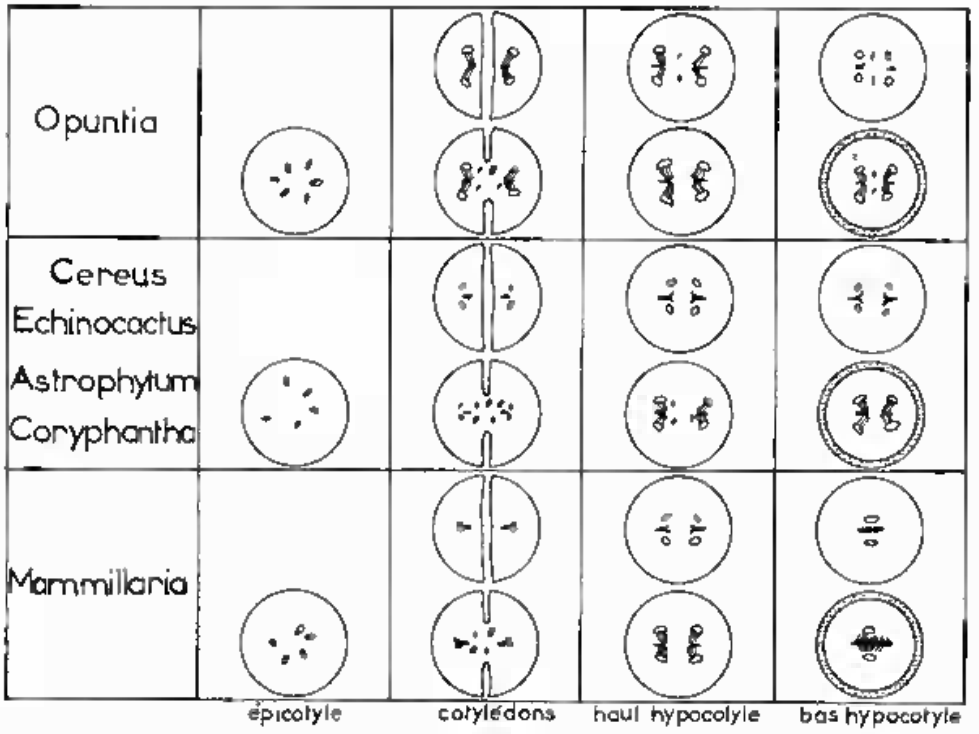


Fig. 2. — Tableau récapitulatif des structures aux différents niveaux dans les genres étudiés.

Source : MNHN, Paris

Dans les plantules âgées, les métaxylèmes intermédiaire et superposé se développent. Dans la partie supérieure de l'hypocotyle, le métaxylème intermédiaire est réduit, le métaxylème superposé abondant. Par contre, à la base de l'hypocotyle et dans la racine, le métaxylème intermédiaire est prédominant.

Les plantules à *structure tétrarche* sont celles des *Opuntia* (fig. 2).

Dans les plantules jeunes, les faisceaux libéro-ligneux sont formés de quatre pôles ligneux : deux cotylédonaires, issus des cotylédons et se retrouvant à tous les niveaux de l'hypocotyle et de la racine, et deux intercotylédonaires, se retrouvant seulement au milieu de l'hypocotyle et dans la racine. Le stade de différenciation est différent pour ces quatre pôles selon les niveaux. Les pôles cotylédonaires sont bien développés dans toute la plantule. Les pôles intercotylédonaires sont constitués de quelques trachéides vers le sommet de l'hypocotyle, de trachéides plus nombreuses à la base de l'hypocotyle et dans la racine. En alternance avec ces quatre pôles ligneux, se trouvent quatre massifs de phloème.

Dans les plantules âgées, les pôles ligneux cotylédonaires développent un métaxylème intermédiaire et superposé abondant à tous les niveaux de la plantule. Au contraire, les pôles ligneux intercotylédonaires ne se développent pas et restent à l'état de protoxylème. Au sommet de l'hypocotyle, le protoxylème intercotylédonaire est absent, le protoxylème cotylédonaire est peu développé, les métaxylèmes intermédiaire et superposé prennent toute leur importance.

2. *Dans les cotylédons.*

Dans le genre *Opuntia*, les cotylédons possèdent une nervation semblable à celle des cotylédons ou des feuilles des autres Dicotylédones : une nervure centrale principale et une nervation secondaire, réticulée. La nervure principale, à la base de chaque cotylédon, se scinde en deux faisceaux qui, dans l'hypocotyle, forment les quatre massifs de xylème superposé. Entre ces deux faisceaux, le protoxylème, peu développé, est difficilement discernable.

Dans le genre *Cereus*, par contre, le cotylédon est parcouru par un seul faisceau qui s'épaissit dans sa partie sub-terminale. Ce faisceau présente chez *Cereus jamacaru*, des ramifications, ébauches d'une nervation secondaire. Les aréoles cotylédonaires, ou bourgeons cotylédonaires possèdent, en outre, une vascularisation rejoignant celle des cotylédons. Elle consiste en un cordon de trachéides très courtes, différencié à partir d'un point nodal propre.

Dans les genres *Astrophylum* et *Echinocactus*, chez lesquels les cotylédons sont réduits, il n'y a pas de ramification, mais il existe un amas de trachéides. Cet amas terminal ou sub-terminal peut être interprété comme représentant une vascularisation réticulée très contractée, due à la condensation du cotylédon lui-même. Cependant chez *Echinocactus ingens*, chaque cotylédon est parcouru par trois files distinctes de trachéides : une centrale se développant la première, et deux laté-

Source : MNHN, Paris

rales. La file centrale représente le pôle ligneux de protoxylème et ne s'épaissit pas. Les deux files latérales représentent les deux métaxylèmes superposés qui s'accroissent beaucoup. Cette constitution se retrouve dans toute la plantule. De plus, un cordon vasculaire, externe par rapport au faisceau cotylédonaire existant, se différencie et le rejoint dans le haut de l'hypocotyle. Il présente une structure superposée.

Dans les formes plus globuleuses des genres *Mamillaria* et *Coryphantha*, les amas cotylédonaires de trachéides n'existent plus ou sont très réduits.

La vascularisation de chaque cotylédon est assurée par un convergent, structure comparable au « double bundle » des auteurs anglo-saxons. Elle serait l'homologue de la structure cotylédonaire de type A décrit par Boureau. Cependant, chez *Echinocactus ingens*, le fait que trois files de trachéides se différencient simultanément dans le cotylédon, donnant d'emblée une structure superposée semblent en faveur de la présence de deux cotylédons de type B. Dans cette même espèce, le faisceau cotylédonaire externe, de structure superposée, venant s'insérer dans le convergent, peut être homologué à un cotylédon subsidiaire correspondant au type D. Enfin chez les *Mamillaria* la phase superposée, seule visible dans le cotylédon, semblerait soutenir la présence d'un cotylédon de type C. Cependant, la structure de l'hypocotyle ne semble pas correspondre à un tel cotylédon.

3. *Dans l'épicotyle.*

En général, la différenciation des trachéides dans les mamelons ou feuilles coïncide avec l'apparition des poils aréolaires. Une trachéide d'abord, puis plusieurs apparaissent dans la partie supérieure du mamelon et constituent le premier point de lignification du cordon vasculaire foliaire. Simultanément apparaissent, dans le haut de l'hypocotyle, près du cordon cotylédonaire, une ou deux trachéides formant un second point de lignification. Le faisceau foliaire s'ébauche donc par la différenciation de deux points nodaux un initial dans la partie supérieure du mamelon et un de relai dans la région supérieure de l'hypocotyle. Ceci a été montré nettement chez *Astrophytum ornatum*, *Cereus peruvianus*, *Echinocactus ingens*. A partir de ces deux points, par différenciation nodifuge, le cordon foliaire s'élabore, parcourt le mamelon, descend dans l'hypocotyle et s'immisce dans le cordon cotylédonaire, contribuant à l'épaississement du métaxylème dans l'hypocotyle. La jonction entre les éléments basipétes initiaux et basifuges de relais se fait, en général, par l'intermédiaire d'un maillon transversal d'une à trois trachéides. Les trachéides foliaires sont annelées et surtout spiralées. Elles sont toujours très courtes et de grand diamètre. A partir de ce stade, des trachéides réticulées et des vaisseaux spiralés se différencient dans l'hypocotyle. Les perforations sont toujours simples. Le cordon foliaire s'épaissit et peut donner, dans certains genres, une nervation réticulée.

Dans le genre *Opuntia*, les petites feuilles succulentes sont vascula-

Source : MNHN, Paris

risées par un cordon central de trachéides. Dans des plantes adultes de divers *Opuntia*, les feuilles possèdent une nervation réticulée, épaissie, formée de trachéides courtes. A l'aisselle de chaque feuille se trouve une aréole et sous celle-ci existe un amas de trachéides rejoignant le cordon foliaire.

Dans le genre *Cereus*, les feuilles sont remplacées par les mamelons qui portent les aréoles à leur face interne, dans la région subterminale. La vascularisation est assurée par un cordon de trachéides, ramifié sous l'aréole, représentant une nervation atrophiée.

Dans les genres *Astrophytum* et *Coryphantha*, la vascularisation se condense, au-dessous de l'aréole, en un amas de trachéides disposées plus ou moins en éventail. Il semble que les points nodaux se différencient alors très proches les uns des autres.

La même structure existe dans le genre *Echinocactus*. Cependant, chez *Echinocactus ingens*, la nervation des mamelons est plus complexe et rappelle une nervation réticulée. Des points nodaux d'ordre deux et trois donnent naissance à des files de trachéides reliées entre elles par des files transversales. Un seul cordon de trachéides, homologue d'une nervure principale, rejoint le cordon cotylédonaire.

Dans le genre *Mamillaria*, la vascularisation des mamelons est réduite à un cordon vasculaire unique, assez épais, s'arrêtant sous l'aréole.

Des anastomoses peuvent se produire entre les cordons vasculaires foliaires et les deux cordons cotylédonaires. Nous l'avons noté chez *Atrophytum ornatum*.

Dans le genre *Astrophytum*, il existe quatre faisceaux qui se différencient très tôt, peu après les cordons cotylédonaires alors que nulle ébauche foliaire n'est visible. Ils se terminent à la partie supérieure dans la zone sub-apicale et rejoignent les cordons cotylédonaires sous les cotylédons. Les faisceaux foliaires se différencient ultérieurement et viennent s'immiscer entre eux. Ils sont déjà différenciés dans l'embryon sous forme de quatre cordons procambiaux de part et d'autre de chaque cordon foliaire. Leur situation d'une part, leur différenciation d'autre part, contribuent à les rapprocher des faisceaux stipulaires; on sait que des stipules existent chez les *Pereskia*, où ils sont représentés par deux aiguillons à la base de chaque feuille. Ici les stipules auraient disparu et il n'en subsisterait que les faisceaux. Des faits semblables ont été signalés par Boureau à propos des faisceaux foliaires existant chez certaines plantes xérophytes.

Les faisceaux de l'épicotyle ont une structure superposée et sont formés de quelques trachéides. Ils sont réduits, sans formations secondaires. A côté de ces trachéides de très petit diamètre, des trachéides spiralées, de diamètre beaucoup plus grand, se différencient ultérieurement dans le mamelon, à l'extérieur des faisceaux. Nous les avons signalées chez *Coryphantha erecta* et *Astrophytum ornatum*. Il semble qu'elles constituent le « parenchyme ligneux » de Van Tieghem. Il est à noter que nous n'avons pas trouvé de vrais vaisseaux dans l'épicotyle, seulement des trachéides.

Source : MNHN, Paris

4. *Les faisceaux libéro-ligneux et l'évolution.*

La structure des faisceaux observées dans ces différents genres semble en accord avec l'évolution admise en général dans la famille des *Cactaceae*. En effet, les *Opuntia*, considérés comme les plus primitives des Cactacées, possèdent une structure tétrarche, structure considérée par TRONCHET comme antérieure à la structure diarche. Leur accélération basifuge est peu importante puisque l'on retrouve les phases alternes et intermédiaires à tous les niveaux de l'hypocotyle et des cotylédons. Par contre, les *Mamillaria*, qui constituent le summum de l'évolution de la famille, ont une structure diarche et les cotylédons possèdent d'emblée une structure superposée. L'accélération basifuge est donc suffisamment forte pour escamoter les phases alternes et intermédiaires. Des structures intermédiaires existent entre ces deux extrêmes. Nous avons noté chez *Cereus jamacaru* et *Astrophytum ornatum*, l'existence anormale de pôles ligneux intercotylédonaires et chez *Echinocactus ingens*, la différenciation de la phase superposée en même temps que la phase alterne. On retrouve, à travers la famille plusieurs étapes de l'accélération basifuge; très faible chez les *Opuntia*, elle atteint un maximum chez les *Mamillaria*, genre plus évolué.

4. CONCLUSIONS

Nous pouvons dire que la vascularisation dans les plantules de Cactacées et dans les mamelons s'effectue à partir de points nodaux et que le mécanisme de la vascularisation est identique à celui décrit par PELLISSIER chez des Dicotylédones non crassulascentes. Mais chez les Cactacées, par suite de la non-élongation des mamelons et de leur taille restreinte, les points nodaux se différencient très près les uns des autres et forment des amas de trachéides. Une nervation réticulée existe cependant dans les cotylédons et feuilles d'*Opuntia*, dans les mamelons d'*Echinocactus ingens* et dans ceux des *Cereus*, mais le réseau, chez ces derniers, y est très atrophié. Il semble donc que, parallèlement à la contraction de la plantule, il y ait une contraction du système vasculaire.

Enfin, nous retrouvons, à travers les différents genres étudiés, des restes de structures considérées comme plus primitives, tel l'apparition des pôles ligneux intercotylédonaires, ou le dédoublement des cotylédons, ou des restes d'organes qui se sont atrophiés comme les feuilles ou les stipules et dont il ne subsiste que des traces vasculaires.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

ARBER A. — The *Cactaceae* and the study of the seedlings. New Phytol., London, **9** : 8-9 (1910).

ARCHIBALD E. E. A. — The development of the ovule and seeds of jointed *Cactus*. South african Journal Sciences, **36**, 195 sq. (1939).

BACKEBERG C. — Blätter für Kakteenforschung. Hamburg, 2 vol. (1935).

— Das Kakteenlexikon. Stuttgart, 1 vol., 741 p. (1966).

Source : MNHN, Paris

BAILEY I. W. — Comparative anatomy of the leaf-bearing *Cactaceae*. VIII The xylem of Pereskias from southern Mexico and central America. Journ. Arnold Arboretum, **44**, 2 : 211 et 222 (1963).

BOKE N. H. — Histogenesis of the leaf and areole in *Opuntia cylindrica*. Amer. Journ. Bot., **31** : 299 et sq. (1944).

— Histogenesis of the vegetative shoot in *Echinocereus*. Amer. Journ.Bot., Bot., **38** : 23-38 (1951).

— Leaf and areole development in *Coryphantha*. Amer. Journ. Bot. **39** : 134-145 (1952).

— Tubercle development in *Mamillaria heyderi*. Amer. Journ. Bot. **40** : 235-247 (1953).

— Determinate shoot meristems in *Cactaceae*. Proc. IX intern. bot. Congress, Montreal, **2** : 38 (1959.

BEITTON & ROSE. — The *Cactaceae*. Descriptions and illustrations of the Cactus family. Carnegie Inst., Wsahington (1920).

BUXBAUM F. — Gegen L. Croizat's Ansicht über die systematische Stellung der *Cactaceae*. Oest. bot. Zeitschr., Wien, **95** : 336-340 (1949).

— Morphology of Cacti : I, roots and stems, III, fruit and seeds. Abbey Garden Press, California (1950).

CANDOLLE A. P. DE. — Revue de la famille des Cactées. Mém. Muséum Hist. Nat., Paris, **17** : 1-119 (1828).

CASPARI H. — Beiträge zur Kenntniss des Hautgewebes der Cacteen. Thèse, Halle (1883).

CHORINSKY F. — Vergleichend-anatomische Untersuchung der Haargebilde bei Portulacaceen und Cactaceen. Oest. bot. Zeitschr., Wien, **80** : 308-325 (193[illegible])

COURBEBAISSE J. — Recherches morphologiques sur le *Zygocactus truncatus* HAW. et *Schlumbergera gaertneri* BR. & ROSE. Rev. gén. Bot. : Paris, **60**, 718- 797-839 (1953).

COUTANT N. W. — Wound perriderm in certain Cacti. Bull. Torrey bot. Club., New York, **45** : 353-364 (1918).

DARBISHIRE O. V. — Observations on *Mamillaria elongata*. Annals Bot., London **18** : 375-412 (1904).

ENGELMANN G. — Synopsis of the *Cactaceae* of the territory of the United States and adjacent régions. Cambridge, 1 vol. (1856).

FRAINE E. DE. — The seedling structure of certain *Cactaceae*. Ann. Bot., London, **24** : 125 et sq. (1910).

GALGANO M. — Lo sviluppo del sistema conduttore nelle plantule di *Opuntia vulgaris* MILL., Nuovo Giorno Bot. Ital., Firenze, **31** : 527-591 (1930).

GANONG W. F. — Beiträge zur Kenntniss der Morphologie und Biologie der Cacteen. Flora, Jena, **79** : 49-85 (1894).

— Present problems in the anatomy, morphology and biology of the *Cactaceae*. Bot. Gaz., Chicago, **204** : 129-138 et 213-221 (1895).

— Contributions to a knowledge of the morphology and ecology of the *Cactaceae*: the comparative morphology of the embryos and seedlings. Ann. Bot., London, **12** : 423-471 (1898).

GRAVIS A. — Observations anatomiques et éthologiques sur les Cactacées. Mém. Acad. Roy. Belg., Classe des Sciences, 2e série, Bruxelles, **14** (1934).

— Recueil de quelques travaux d'anatomie végetale executés à Liège de 1929 à 1935. Bruxelles (1936).

HANSTEIN I. — Plantarum vascularium : folia, caulis, radix. Halae (1848).

HEMENWAY A. F. et MELVA J. A. — A study of the pubescence of Cacti. Amer. Journ. Bot.; Lancaster, **23** : 139-144 (1936).

IRMISCH T. — Ueber die Keimpflanzen von *Rhipsalis Cassytha* und deren Weiterbildung. Bot. Zeit. Leipzig, **34**, 13 : 193-205 et **14** : 209-215 (1876).

JACQUET R. — Recherches botaniques et chimiques sur quelques Cactacées. Thèse de pharmacie, Paris (1934).

JONSSON B. — Die ersten Entwicklungsstadien der Keimpflanze bei den Succulenten. Acta universitatis Lundensis, Lund, **38**, Afd. 2, 1 (1902).

Source : MNHN, Paris

KAUFFMANN N. — Zur Entwickelungsgeschichte der Cacteenstacheln. Bull. Soc. Imp. des Nat. de Moscou, **32** : 584 et sq. (1859).

KUMMER. — Beiträge zur Anatomie und Systematik der Rhipsalideen. Just's bot. Jahr. ber., Berlin, **49**, 2 : 75 et sq. (1921) et Diss. Tübingen (1918).

LANOURET J. — Monographie des Cactées. Paris (1858).

LEINFELLNER W. — Beiträge zur Kenntniss der Cactaceen-Areolen. Oest. Bot. Zeitschr., Wien, **86** : 1-60 (1937).

LEMAIRE C. — *Cactearum genera nova speciesque novae*. Paris, 1 vol. (1839).

MARSHALL T. et BOCK T. M. — *Cactaceae* with illustrated keys of all tribes, sub-tribes and genera. Pasadena (1941).

MARTIN A. C. — The comparative internal morphology of seeds. Amer. Midlands Nat., Indiana, **36** : 513-660 (1946).

MIQUEL F. A — Sur la germination des *Melocactus*. Bull. Scienc. phys. nat. Néerland., 47 (1839).

NOMMEUSEN R. — Beiträge zur Kenntniss de Anatomie der Cacteen, insbesondere ihres Hautgewebes. Thèse, Kiel (1910).

NOZERAN et NEVILLE. — Étude expérimentale sur les épines et les aréoles de *Pereskia aculeata* PLUM. (Cactacées). Compt. Rend. Acad. Scienc., Paris, **248** : 1007 (1959).

PLANTEFOL L. — Sur l'aréole de *Pereskiopsis diguetii*. Valeurs morphologiques des aiguillons des Cactées. Compt. Rend. Acad. Scienc., Paris, **235** : 1150-1152 (1952).

— La phyllotaxie des Cactées. Coll. intern. C.N.R.S. Strasbourg (1949).

— Sur la feuille des Cierges. Compt. Rend. Acad. Scienc., Paris **236** : 625-627 (1953).

— Sur la valeur morphologique des *Cactaceae*. Compt. Rend. Acad. Scienc., Paris, **237** : 524-526 (1953).

PRESTON C. E. — Obsevations on the root system of certain *Cactaceae*. Bot. Gaz., Chicago, **30** : 348-351 (1900).

— Structural studies on southwestern *Cactaceae*. Bot. Gaz., Chicago, **32** : 35-55 (1901).

RUDOLPH K. — Beitrag zur Kenntniss der Stachelbildung bei Cactaceen. Oest. Bot. Zeitschr., Wien, **53** : 105-108 (1903).

SCHLEIDEN M. J. — Beiträge zur Anatomie der Cacteen. St. Petersburg (1839).

TRONCHET A. — La valeur de la notion de convergent chez les Phanérogames et la réalité des phénomènes d'accélération basifuge. Ann. biol., 3e série, **28**, 7-8 : 181-183 (1952).

TURPIN .— Observations sur la famille des Cactées. Ann. Soc. Hort. de Fromont (1830).

VAN TIEGHEM PH. — Valeur morphologique des cellules annelées et spiralées des Cactees. Bull. Soc. bot. Fr., Paris, **32** : 103-106 (1885).

VAUPEL F. — *Cactaceae* in ENGLER & PRANTL, Naturliche Pflanzenfamilien. 2e éd., **21** : 594-621 (1925).

VOCHTING H. — Beiträge zur Morphologie und Anatomie der Rhipsalideen. Jb-r. wiss. Bot., Berlin, **9** : 327-484 (1873).

— Ueber die Bedeutung des Lichtes fur die Gestaltung blattförmig Cacteen. Jb-r. wiss. Bot., Berlin, **26** : 438-494 (1894).

WEISSE A. — Untersuchungen über die Blattstellung an Cacteen und anderen Stammsucculenten. Jb-r. wiss. Bot., Berlin, **39** : 343-423 (1904).

Source : MNHN, Paris